ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 78

3

МАРТ



„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГ
1993

УДК 581.9 (470.57)

Л. М. Ишбирдина, А. Р. Ишбирдин

ДИНАМИКА ФЛОРЫ ГОРОДА УФЫ ЗА 60—80 ЛЕТ

L. M. ISHBIRDINA, A. R. ISHBIRDIN. THE DYNAMICS OF FLORA OF THE UFA CITY DURING THE LAST 60—80 YEARS

Обобщены результаты исследований флоры г. Уфы за 1985—1990 гг. Описана динамика изменения флористического состава с начала XX в. За 60—80 лет на территории города зарегистрировано 834 вида сосудистых растений, 172 из них к настоящему времени исчезли, появились 77 новых видов. При анализе флоры использованы следующие критерии: жизненные формы, гемеробия, активность видов, происхождение заносных видов, опасность исчезновения и необходимость охраны.

Флора городов в последние годы становится объектом пристального внимания ботаников (Горышина, 1991). В современном мире стремительно идет процесс урбанизации, города становятся существенной частью ландшафтов земного шара. Изучение флоры городов имеет большое значение для воссоздания полной картины современного флорогенеза и синантропизации и открывает возможности повышения роли растительности в улучшении экологической обстановки.

В основу настоящей работы положены результаты фитоценотических и флористических исследований, проведенных нами с 1985 по 1990 г., и данные, опубликованные в труде А. К. Носкова «Уфа и ее окрестности» (1931), где обобщены результаты исследования флоры города за 1908—1929 гг.

Природные условия

Город Уфа расположен в пределах восточной окраины Русской платформы, где ее кристаллический фундамент перекрыт мощным чехлом осадочных пород (известняки, доломиты, ангидриты, гипсы, мергели, глины, песчаники). Территория города находится в лесостепной зоне. В докультурных условиях повышенно-равнинные пространства между островами широколиственных лесов были заняты преимущественно различными вариантами луговых степей (Крашенинников, Кучеровская-Рожанец, 1941).

Под широколиственными лесами образовались серые и темно-серые лесные почвы, под луговыми и остепненными участками — оподзоленные и выщелоченные черноземы.

Формированию комплекса лесостепной растительности способствовали климатические условия. Климат г. Уфы, удаленного от океанов и расположенного на востоке Европы, континентальный, на него влияют разнородные воздушные массы, приходящие с разных территорий, способствующие частой смене погоды и определяющие переходный характер климата — от типичного восточноевропейского к сибирскому. Особенностями климата являются сравнительно влажное теплое лето (в среднем 335 мм осадков за лето, средняя июльская температура +20 °С) и умеренно суровая снежная зима (в среднем 130 мм осадков за зиму,

средняя январская температура —13 °С). Безморозный период составляет в среднем 137 дней (Очерки..., 1970).

Рельеф города определяется рельефом Бельско-Уфимского водораздельного увала — одного из группы водораздельных увалов Прибельской равнины Высокого Заволжья. Водораздельный увал с трех сторон окружен широкими и глубокими долинами рек Белой и Уфы — правого притока р. Белой, впадающего в нее в юго-восточной части города. Равнинная часть указанного увала разделяется на второстепенные увалы: в южной части города — долиной р. Сутолоки — правого притока р. Белой, в северной части — долиной р. Шугуровки — правого притока р. Уфы. В долину р. Белой в пределах города также врезана долина р. Демы. Расчлененность рельефа города осложняется интенсивными проявлениями гипсового карста и обилием крупных оврагов эрозионного и эрозионно-карстового происхождения. В связи с многообразием форм рельефа на территории города наблюдается большое разнообразие растительных сообществ.

Широколиственные леса произрастали на водораздельной равнине (абсолютная высота 160—190 м над ур. м.) и склонах увала, чередуясь с луговыми и остепненными участками (первичного и вторичного происхождения). Поймы рек были заняты пойменными лугами и лесами. Такую картину растительности современного города и его окрестностей рисует Носков (1931) и приводит наиболее полный список флоры для первой трети XX в. С тех пор территория города увеличилась во много раз, численность населения возросла с 85 тыс. до 1 млн человек. Площадь естественных лесов на территории города сократилась в десятки раз. В настоящее время леса входят в состав 4 крупных лесопарков. Оставшиеся участки естественной растительности на всей территории города подвержены сильному антропогенному воздействию.

Общая оценка флоры

С начала века до 1990 г. на территории г. Уфы зарегистрировано 834 вида растений, относящихся к 100 семействам; 172 из них в настоящее время уже не встречаются. Появились 77 новых видов, находящихся сейчас в разной степени натурализации. В целом флора города должна оцениваться как богатая. Например, в небольших городах насчитывается 300—500 видов (Чичев, 1981; Kuczynska et al., 1982; Meve et al., 1988; Игошин и др., 1989), в крупных — колеблется от 900 до 1200 и более (Ilminskich, 1987; Sudnik-Wojcikowska, 1987).

В табл. 1 показано изменение таксономического спектра флоры г. Уфы за период с 1908—1929 по 1990 г.

Наиболее представительными семействами являются *Asteraceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Rosaceae*. Видовая насыщенность ведущих 20 семейств флоры города и место, занимаемое ими в общей флоре Башкирии, приведены в табл. 2, из которой следует, что роль семейств *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Lamiaceae*, *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae* возрастает. Это свидетельствует об усилении процессов синантропизации растительности.

ТАБЛИЦА 1

Изменение таксономического спектра флоры г. Уфы за период с 1908—1929 по 1990 г.

Таксоны	Число таксонов				
	зарегистрированных за годы			исчезнувших за 1930—1990 гг.	появившихся за 1930—1990 гг.
	1908—1990	1908—1929	1985—1990		
Семейства	100	93	90	10	7
Роды	418	373	356	62	45
Виды	834	757	662	172	77

ТАБЛИЦА 2

Видовая насыщенность и роль 20 ведущих семейств флоры г. Уфы и Башкирии

Семейства	Число видов, зарегистрированных за годы			Место во флоре		
	1908—1990	1908—1929	1985—1990	г. Уфы		Башкирии в целом
				1908—1929 гг.	1985—1990 гг.	
Asteraceae	110	102	87	1	1	1
Poaceae	75	68	62	2	2	2
Brassicaceae	47	41	36	3	3	6
Fabaceae	41	37	36	5	3	5
Rosaceae	41	38	34	4	4	4
Cyperaceae	37	37	26	5	6	3
Lamiaceae	37	34	33	6	5	10
Caryophyllaceae	31	30	20	7	9	7
Scrophulariaceae	29	29	18	8	10	8
Chenopodiaceae	28	23	25	10	7	11
Apiaceae	27	24	23	9	8	9
Polygonaceae	25	24	23	9	8	14
Ranunculaceae	23	22	17	11	11	12
Salicaceae	17	16	12	12	12	16
Boraginaceae	16	16	13	12	13	17
Rubiaceae	13	13	10	13	14	
Violaceae	12	12	9	14	15	
Orchidaceae	11	11	1	16		
Campanulaceae	10	10	8	17	16	
Euphorbiaceae	9	8	5	18	17	

К 20 ведущим семействам во флоре города принадлежат 295 родов (72%) и 640 видов [1] (77%).

Из малочисленных зарегистрированы 10 семейств с 3 видами, 23 — с 2, 32 — с 1 видом. В группе последних одновидовых к настоящему времени исчезли 10 семейств (*Araceae*, *Droseraceae*, *Elatinaceae*, *Iridaceae*, *Onocleaceae*, *Pyrolaceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Thelypteridaceae*, *Thymelaeaceae*, *Ericaceae*), а появились 4 (*Hydrangaceae*, *Oxalidaceae*, *Portulacaceae*, *Resedaceae*).

Наиболее насыщены видами следующие роды: *Carex* [2] (27 видов), *Potentilla* (14), *Galium* (13), *Salix* (13), *Chenopodium* (12), *Veronica* (12), *Rumex* (12), *Viola* (12), *Artemisia* (11), *Polygonum* (10).

Для анализа флоры города нами были использованы следующие критерии: жизненные формы, активность видов, гемеробия, происхождение, опасность исчезновения и необходимость охраны.

Анализ спектра жизненных форм

Самой многочисленной группой во флоре г. Уфы являются гемикриптофиты, хотя их количество, как видно из табл. 3, сократилось на 94 вида за последние 60—80 лет и в современной флоре составляет 50% (329 видов).

Большие изменения произошли и во второй по величине группе — группе терофитов. Если в начале века в ней насчитывалось 127 видов, что составляло 16.8%, то в современной флоре с исчезновением 31 и появлением 42 видов их доля составила 21% (138 видов). Незначительно повысилась доля гемитерофитов (с 6 до 7%).

[1] Здесь и далее в не оговоренных специально случаях указывается число видов, зарегистрированных с 1908 г.

[2] Названия таксонов даны по С. К. Черепанову (1981).

ТАБЛИЦА 3

Изменения жизненных форм флоры г. Уфы за 60—80 лет

Жизненная форма	Число видов				
	зарегистрированных за годы			исчезнувших за 1930—1990 гг.	появившихся за 1930—1990 гг.
	1908—1990	1908—1929	1985—1990		
Фанерофиты	27	20	25	2	7
Нанофанерофиты	40	30	33	7	10
Хамефиты	26	26	17	9	
Гемикриптофиты	423	413	329	94	10
Криптофиты	96	93	73	23	3
Гемитерофиты	53	48	47	6	5
Терофиты	169	127	138	31	42

Заметно увеличилось количество фанерофитов и нанофанерофитов за счет натурализации интродуцированных видов и внедрения их в естественные и вторичные сообщества.

Увеличение относительного количества одно- и двулетников отражает процесс «терофитизации флоры», характерный для городских синантропизирующихся растительных сообществ (Jurko, 1984).

Активность видов

Анализ количественного распределения видов по естественным и синантропным типам сообществ показал, что бóльшая часть видов флоры города сосредоточена в естественных сообществах — 547 видов (66%). К рудеральным и рудерализированным типам сообществ приурочено 286 видов (34%).

Активность зарегистрированных в настоящее время 662 видов оценивалась по 5-балльной шкале. Значения баллов следующие: 1 — вид встречается редко [неактивный вид по шкале Я. П. Дидуха (1982)]; 2 — вид встречается редко в нередких типах сообществ или обыкновенен в очень редких типах сообществ (малоактивный); 3 — вид встречается довольно часто в редких типах сообществ или реже в распространенных (среднеактивный); 4 — вид встречается часто в нередких типах сообществ (высокоактивный); 5 — вид обыкновенен во многих из часто и очень часто встречающихся типов сообществ (особоактивный).

Активность видов современной флоры города отражена в табл. 4.

Основное количество неактивных и малоактивных видов приурочено к естественным сообществам — 263 вида (70%) (*Adoxa moschatellina*, *Dryopteris carthusiana*, *Rubus saxatilis*, *Pinus sylvestris*, *Digitalis grandiflora*, *Lilium martagon*, *Anemone sylvestris*, *Carex tomentosa*, *Cucubalis baccifer*, *Alnus glutinosa* и др.). Немало редко встречающихся видов приурочено к рудеральным и рудерализированным местообитаниям. Это в основном адвентивные виды: *Collomia linearis*, *Galinsoga parviflora*, *Ambrosia trifida*, *Thladianta dubia* и др., которые находятся в начальной стадии натурализации.

ТАБЛИЦА 4

Активность видов современной флоры г. Уфы

Балл активности	Число видов	Доля видов современной флоры г. Уфы, %
1	155	23.4
2	222	33.2
3	200	30.1
4	38	6.2
5	47	7.1

Таким образом, большую долю видов флоры г. Уфы составляют малоактивные и неактивные виды естественных сообществ, а основная масса высокоактивных и особоактивных входит в небольшую группу синантроп-

ных видов (85 видов, 13% от всех зарегистрированных в 1985—1990 гг. видов), которые и определяют облик часто встречающихся городских рудеральных местообитаний (*Urtica dioica*, *Achillea millefolium*, *Cichorium inthybus*, *Trifolium repens*, *Lappula squarrosa*, *Berteroa incana*, *Linaria vulgaris*, *Artemisia vulgaris*, *Cirsium vulgare*, *Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium album*, *Fallopia convolvulus*, *Matricaria perforata*, *Senecio vulgaris*, *Atriplex tatarica* и др.).

Гемеробия

Для оценки антропотолерантности видов было использовано понятие «гемеробия», которое в настоящее время широко применяется зарубежными авторами (Jurko, 1984; Schlüter, 1984, 1987; Dierlen, 1987, 1989; Jäger, 1988; и др.). При определении гемеробности видов исследуемой флоры были использованы данные для флоры ГДР (Frank, Klotz, 1990) и собственные наблюдения авторов, где учитывался характер поведения видов и сообществ под влиянием антропогенных нагрузок разной интенсивности.

Использовалась 7-балльная шкала гемеробности. Значения градаций этой шкалы приводятся по D. Frank и S. Klotz (1990): *a* — агемеробные виды, не выносящие антропогенного влияния; *o* — олигогемеробные виды лесов, лугов, верховых болот и т. д., выносящие очень незначительное антропогенное влияние; *m* — мезогемеробные виды лесов, лугов, остепненных лугов и степей, испытывающие экстенсивное антропогенное влияние; *b* — β-эугемеробные виды лугов и лесов с интенсивным антропогенным влиянием, выносящие евтрофикацию, известкование, незначительное нарушение грунта; *c* — α-эугемеробные виды удобряемых лугов, деградирующих лесов, полевые сорняки; *p* — полигемеробные виды, выращиваемые в культуре, типичные рудералы, выносящие сильные и частые нарушения местообитаний; *t* — метагемеробные виды полностью деградировавших экосистем и искусственных сообществ.

Гемеробия некоторых видов может иметь довольно широкий спектр — от олиго- до полигемеробности (например, *ombcp*), что свидетельствует об их способности произрастать в естественных сообществах как при интенсивном антропогенном влиянии, так и без него (например, *Rubus caesius*, *Solanum dulcamara*, *Ranunculus repens*, *Potentilla anserina*, *Galium aparine*, *Polygonum amphibium* и др.). В табл. 5 показано изменение роли разных групп гемеробии видов за 60—80 лет.

Наиболее сильно уменьшилось количество олиго-мезогемеробных видов — самой большой группы гемеробии во флоре города. Из 172 исчезнувших видов 61% (106 видов) приходится на эту группу (например, *Listera ovata*, *Inula helenium*, *Cephalanthera rubra*, *Polemonium caeruleum*, *Pulsatilla patens*, *Antennaria dioica*, *Knautia tatarica*, *Orthilia secunda*, *Thelypteris palustris*, *Dianthus deltoides*, *Allium schoenoprasum*, *Gentiana pneumonanthe*, *Scorzonera purpurea*, *Linum flavum*, *Calla palustris* и др.).

Большие изменения произошли также в группе α-эу- и полигемеробов (*cp*) — типичных рудералов. Количество видов этой группы в 20-х годах составляло 47, а к 1990 г. увеличилось до 72 (исчезли 7, появились 32 новых вида). Появились, например, *Amaranthus albus*, *A. lividus*, *A. blitoides*, *Galinsoga parviflora*, *Malva mauritiana*, *Eriochloa villosa*, *Zea mays*, *Potentilla pimpinelloides*, *Ambrosia trifida*, *Lepidium perfoliatum*, *Reseda lutea* и др.

Выпадение из флористического состава в общей сложности 141 агемероба, олиго-мезогемероба и β-эугемероба связано с исчезновением сообществ (например, олиготрофных сфагновых болот), не выносящих интенсивного антропогенного влияния, выражающегося в евтрофикации или прямом уничтожении местообитаний и в других необратимых изменениях экосистем.

Широкий спектр гемеробии (от олиго- до α-эу- и полигемеробов) имеется у 279 видов, в эту группу включены также типичные полиметагемеробы (в табл.

ТАБЛИЦА 5

Изменение количественного состава разных групп гемеробии видов г. Уфы за 60—80 лет

Группа гемеробии	Число видов				
	зарегистрированных за годы			исчезнувших за 1930—1990 гг.	появившихся за 1930—1990 гг.
	1908—1990	1908—1929	1985—1990		
ao	4	4	2	2	
o	8	8	4	4	
om	318	318	212	106	
m	8	8	7	1	
omb	131	130	110	21	1
mb	53	53	47	6	
b	3	3	2	1	
ombc	27	27	24	3	
mbc	89	81	76	13	8
ombcp	6	6	6		
mbcp	19	19	18	1	
bc	23	17	21	2	6
bcp	46	33	41	5	13
c	1	1	1		
cp	79	47	72	7	32
p	16	2	16		14
pt	3	1	3		2
Всего	834	757	662	172	77

5 это *ombc*, *mbc*, *ombcp*, *mbcp*, *bc*, *bcp*, *c*, *cp*, *p*, *pt*). Они способны переносить очень большие антропогенные нагрузки, произрастать в деградировавших естественных сообществах, на всевозможных рудеральных местообитаниях и в искусственно созданных сообществах. Именно эти 279 видов наиболее жизнеспособны в условиях большого города и составляют потенциальную флору при интенсивном антропогенном воздействии на все экосистемы в черте города (например, *Artemisia vulgaris*, *Chenopodium album*, *Descurainia sophia*, *Atriplex nitens*, *Lactuca serriola*, *Lamium album*, *Stachys annua* и др.).

Происхождение видов. Виды-пришельцы

При классификации видов по времени их появления и характеру натурализации в г. Уфе использованы данные В. В. Туганаева, А. П. Пузырева (1988), Е. В. Шляковой (1982), «Определителя высших растений Башкирской АССР» (1989). Из многочисленных классификаций адвентивных видов по времени и характеру заноса, степени их натурализации на новой территории выбрана классификация D. Fijalkowski (1978), которая в общих чертах сходна с классификациями Г. В. Вынаева, Д. И. Третьякова (по: Туганаев, Пузырев, 1988), А. В. Чичева (1981).

Апофитами во флоре г. Уфы являются 648 видов (77.7%), археофитами (появившимися на территории Башкирии до XVI в.) — 51 вид (6%), неофитами (появившимися после XVI в.) — 133 вида (16%).

Среди неофитов 5 видов отнесено к агириофитам (видам, натурализовавшимся в естественных сообществах): *Torilis japonica* (опушки лесопарков), *Echinocystis lobata* (пойменные леса, нитрофильные опушки), *Lathyrus tuberosus* (луга), *Elodea canadensis* (водные сообщества), *Eragrostis pilosa* (песчаные отмели).

Из всех неофитов наибольшее количество приходится на долю эпекофитов (видов, занесенных спонтанно, натурализовавшихся на вторичных и рудеральных местообитаниях) — 63 вида. Все они зарегистрированы в рудеральных и рудерализированных сообществах (например, *Cichorium inthybus*, *Echium vulgare*,

Onopordum acanthium, *Melilotus albus*, *M. officinalis*, *Anisantha tectorum*, *Amaranthus retroflexus*, *Raphanus raphanistrum*, *Cardius acanthoides* и др.).

Эргазиофиты (виды культурных растений, натурализовавшиеся во вторичных или полуестественных сообществах) во флоре г. Уфы зарегистрированы в количестве 51 вида. Большинство из них также приурочено к рудеральным и рудерализированным сообществам, 6 эргазиофитов выявлено в сообществах широколиственных лесов и посадках сосны, дуба: *Prunus spinosa*, *Pyrus ussuriensis*, *Mahonia aquifolium*, *Berberis vulgaris*, *Euonymus europaea*, *Robinia pseudacacia*. Эти виды проникли в естественные сообщества и посадки из Непейцевского дендропарка и Ботанического сада, заложенных в 30—40-е годы. А такой эргазио-агрио-эпекофит, как *Acer negundo*, не только успешно натурализовался в пойменных лесах, но и образует монодоминантные сообщества на крутых склонах и других неудобьях, никем не осваиваемых в г. Уфе (Ишбирдина, Ишбирдин, 1991).

Эфемерофиты (14 видов) приурочены также к рудеральным сообществам (*Portulaca oleracea*, *Potentilla pimpinelloides*, *Xanthoxalis corniculata* и др.).

Приуроченность археофитов (51 вид) аналогична распространению видов-пришельцев: все они зарегистрированы на синантропных местообитаниях. В сообществах рудеральных одно- и малолетников сосредоточено 78% всех археофитов (40) и 52% всех неофитов (69 видов).

В целом, сравнивая приуроченность археофитов и неофитов к естественным и рудеральным (рудерализированным) типам сообществ, можно отметить, что общее соотношение апофитов и видов-пришельцев в синантропных сообществах равно 104/161, а в естественных и полуестественных сообществах — 544/23. Из 133 неофитов 77 видов (58%) появились в последние 60—80 лет.

Флорогенетический анализ состава видов-пришельцев был проведен с использованием данных H. Meusel (1943), И. И. Туганаева, А. П. Пузырева (1988) и представлен в табл. 6.

Среди археофитов, эпекофитов и эргазиофитов, как и во флоре гемерофитов Удмуртии (Туганаев, Пузырев, 1988), преобладают выходцы из ирано-туранского и средиземноморского ботанических регионов. Это объясняется наличием старых торговых и других связей с этими районами, а также тем, что эти виды поселяются на вторичных местообитаниях, где существуют благоприятные ус-

ТАБЛИЦА 6

Происхождение видов-пришельцев

Статус вида-пришельца	Виды-пришельцы										
	средиземноморские	ирано-туранские	европейские	североамериканские	южноазиатские	восточноазиатские	сибирские	центрально- и южно-американские	африканские	происхождение не установлено	всего
Археофиты	15	15	2		2	2	2			13	51
Агриофиты		1		2		2					5
Эпекофиты	16	28	3	7	1	3				5	63
Эргазиофиты	15	4	7	7		2		3	1	12	51
Эфемерофиты	4	5	1	2				2			14
Всего	50	53	13	18	3	9	2	5	1	30	184

ловия — высокая температура летом, максимум света, сухость и специфическая структура грунта и т. п.

Опасность исчезновения и необходимость охраны видов

При анализе флоры г. Уфы использована шкала опасности исчезновения видов (или сообществ), применяемая немецкими фитоценологами (Dierlen et al., 1989). Состояние популяций видов, которым грозит исчезновение или сокращение численности, оценивается в баллах: 0 — исчезнувший вид, 1 — вид находится под угрозой исчезновения, 2 — большая вероятность исчезновения вида, 3 — умеренная опасность исчезновения, 4 — при усилении антропогенной нагрузки вид может исчезнуть потенциально. В табл. 7 показано число видов каждой группы для г. Уфы на 1990 г. Очевидно, что значения баллов этой шкалы характеризуют одновременно и степень необходимой охраны, в которой нуждается вид или биотоп, к которому он приурочен.

Как уже отмечалось, наибольшее количество исчезнувших видов было связано с самыми гемерофобными естественными сообществами: с фрагментами степной (*Aster alpinus, Achillea nobilis, Corispermum hyssopifolium, Scabiosa ochroleuca* и др.), околоводно-болотной растительности (*Senecio fluviatilis, Drosera rotundifolia, Epipactis palustris, Scheuchzeria palustre* и др.), лугами (*Viscaria vulgaris, Fritillaria meleagroides, Hierochloë odorata, Trollius europaeus* и др.), широколиственными лесами (*Adenophora lilifolia, Lonicera xilosteum, Delphinium elatum, Daphne mezereum* и др.), с опушками (*Hieracium echioides, Omalotheca sylvatica, Adonis vernalis, Lychnis halcedonica* и др.).

ТАБЛИЦА 7

Количественное соотношение видов флоры г. Уфы, нуждающихся в охране

Балл шкалы опасности исчезновения	Число видов	Виды, % от зарегистрированных за годы	
		1908—1990	1985—1990
0	172	20.6	
1	70		10.6
2	61		9.2
3	65		9.8
4	154		23.2
Всего видов, нуждающихся в охране	350		53

Если пополнение флоры г. Уфы идет за счет внедрения адвентивных видов в синантропные сообщества, то обеднение флоры произошло за счет сокращения видового состава олиго-мезогемеробных естественных сообществ.

Наибольшее количество видов, находящихся под прямой угрозой исчезновения или с большой ее вероятностью (баллы 1 и 2), также приурочено к перечисленным выше естественным сообществам (табл. 7): *Anemone sylvestris, Laser trilobum, Serratula wolffii, Galatella angustissima, Campanula patula, Trifolium montana, Polygala sibirica, P. comosa, Carex atherodes, Scirpus lacustris, Alopecurus geniculatus, Scolochloa festucacea* и др. Другая большая группа видов, нуждающихся в охране, с умеренной опасностью исчезновения и с потенциальной опасностью исчезновения при усилении антропогенной нагрузки (баллы 3 и 4) представлена, например, следующими видами: *Impatiens noli-tangere, Geranium sylvaticum, Angelica archangelica, Milium effusum, Viola mirabilis, V. hirta, Silene nutans, Primula macrocalyx, Galium odoratum, Anemonoides altaica, Alisma plantago-aquatica, Lytrum salicaria* и др.

Число видов, нуждающихся в охране, отмеченных баллами 1—4, составляет 350, или 53% от зарегистрированных в 1985—1990 гг.

Из всех видов, отмеченных на территории г. Уфы с 1908 г., 45 занесено в «Красную книгу Башкирской АССР» (1987) (например, *Geranium robertianum*, *Astragalus helmii*, *Lathyrus litwinowii*, *Ephedra distachia*, *Menyanthes trifoliata*, *Salvinia natans*, *Teucrium scordium* и др.); 22 из них в настоящее время на территории города уже не встречаются (например, *Orchis mascula*, *Neottia nidus-avis*, *Gymnadenia conopsea*, *Oxycoccus palustris*, *Iris pseudacorus*, *Stipa pulcherrima* и др.).

Заключение

Анализ флоры г. Уфы начала XX в. и 1985—1990 гг. отражает общие закономерности синантропизации урбанизируемых территорий.

1. Из видового состава сообществ происходит выпадение олиго-мезогемеробных видов, не выносящих усиления антропогенной нагрузки.

2. Возрастает значение «рудеральных» семейств, таких как *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Lamiaceae*, *Polygonaceae*, *Chenopodiaceae*.

3. Происходит увеличение доли одно- и двулетников («терофитизация»).

4. Среди видов-пришельцев увеличивается доля южных ирано-туранских и средиземноморских видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горышина Т. К. Растения в городе. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 152 с. — *Дидух Я. П.* Проблемы активности видов растений // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 925—935. — *Игошин Г. П., Киселев О. Б., Мозговая О. А., Плаксина Т. И., Тихомирова Н. В., Федотова Е. В.* Флора сосудистых растений городов Куйбышевской области // Проблемы изучения синантропной флоры СССР. Матер. совещ. М.: Наука, 1989. С. 56—58. — *Ишбирдина Л. М., Ишбирдин А. Р.* Синантропные древесные сообщества города Уфы // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 548—555. — *Красная* книга Башкирской АССР. Уфа, 1987. 210 с. — *Крашенинников И. М., Кучеровская-Рожанец С. Е.* Ботанико-географические районы Башкирского Урала // Природные ресурсы Башкирской АССР. Растительность Башкирской АССР. М.: Изд-во АН СССР, 1941. Т. 1. С. 95—113. — *Носков А. К.* Уфа и ее окрестности // Тр. Бот. сада АН СССР. 1931. Т. 42. Вып. 2. С. 181—209. — *Определитель* высших растений Башкирской АССР. М.: Наука, 1988. Т. 1. 316 с.; Т. 2. 375 с. — *Очерки* по физической географии г. Уфы и его окрестностей // Уч. зап. Башкирск. гос. ун-та. Сер. геогр. 1970. Вып. 37. № 3. С. 3—98. — *Туганаев В. В., Пузырев А. П.* Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск: Изд-во Уральск. гос. ун-та, 1988. 123 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Чичев А. В.* Синантропная флора города Пущино // Экология малого города. Пущино, 1981. С. 18—42. — *Шлякова Е. В.* Определитель сорно-полевых растений Нечерноземной зоны. Л.: Колос, 1982. 208 с. — *Dierßen K.* Hemerobiestufen des Feuchtgrünlandes in Schleswig-Holstein // Erfassung und Bewertung anthropogener Vegetationsveränderungen. Teil 2. Halle (Saale). Wissenschaft. Beiträge Martin-Luther-Univ., 1987. H. 25. S. 4—25. — *Dierßen K.* Eutrophierungsbedinngte Veränderungen der Vegetationszusammensetzung (Fallstudien aus Schleswig-Holstein) // NNA-Berichte. 1989. Bd 2. H. 1. S. 27—30. — *Dierßen K., Glahn H., Härdtle W., Höper H., Mierwald U., Schrautzer J., Wolf A.* Rote Liste der Pflanzengesellschaften Schleswig-Holsteins. Kiel: Bot. Inst. Univ. Kiel, 1988. 198 S. — *Fijalkowski D.* Synantropy roslinne Lubelszczyzny. Warszawa; Lods: Ranstwowe Wydawnietwe Naukowe, 1978. 260 c. — *Frank D., Klotz S.* Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. Halle (Saale). Wissenschaft. Beiträge Martin-Luther-Univ., 1990. H. 32. 167 S. — *Ilminskich N. G.* Die Analyse der Flora der Stadt Kazan // Wiss. Zeitschr. Martin-Luther-Univ. Halle Wittenberg. Math. Naturwis. R. 1987. Bd 36. H. 3. S. 39—60. — *Jäger E. J.* Möglichkeiten der Prognose synanthroper Pflanzenausbreitungen // Flora. 1988. H. 180. S. 101—131. — *Jurko A.* Vegetationsökologische Unterschiede zwischen naturnahen und naturfremden Waldgesellschaften der kleinen Karpaten // Acta bot. slov. Acad. sci. Slovacae. Ser. A. 1984. S. 97—106. — *Kuczynska I., Aniol-Kwiatkowska J., Madroszkiewicz D.* Roslinnose Synantropyna

miasta Glogowa // Bad. fizjogr. Pol. Zach. 1982. Vol. 33. P. 29—54. — *Meusel H.* Vergleichende Arealkunde. Einführung in die Lehre von Gewächse mit besonderer Berücksichtigung der mitteleuropäischen Flora. Berlin; Zehlendorf: Gebrüder Borntraeger, 1943. 466 S. — *Meve U., Schubring A., Willmann H., Willmann R., Wollweber K.* Liste der Gefässpflanzen von Neumünster // Schr. Naturwis. Ver. Sculeswicholstein. 1988. Bd 58. S. 69—85. — *Schlüter H.* Kennzeichnung und Bewertung des Natürlichkeitgrades der Vegetation // Acta bot. slov. Acad. sci. Slovacae. Ser. A. 1984. S. 277—283. — *Schlüter H.* Vegetationsmerkmale zur Kennzeichnung und Bewertung von Hemerobie und ökologischer Stabilität // Erfassung und Bewertung anthropogener Vegetationsveränderungen. Teil 1. Halle (Saale). Wissenschaft. Beiträge Martin-Luther-Univ., 1987. H. 4. S. 13—19. — *Sudnik-Wojcikowska B.* Dynamik der Warschauer Flora in den letzten 150 Jahren // Gleditschia. 1987. Bd 15. H. 1. S. 7—23.

Институт биологии
Башкирского научного центра УрО РАН
Уфа

Получено 23 VII 1992

SUMMARY

The results of the study of the Ufa city flora during 1985—1990 are summarized. The changes of the floristic composition from beginning of the century are also described. For the last 60—80 years 834 species of vascular plants have been noted on the territory of the city, of which 172 species have already disappeared and the other 77 were quite new for the region. The analysis of the flora has been made taking into account the life forms and the activity of the species, hemerobia and the danger of their possible disappearance.

УДК 581.55 : 581.526.533

Б. А. Юрцев, И. Б. Кучеров

АНАЛИЗ МИКРОПОЯСНОГО РЯДА ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ СЕВЕРНОГО ГОРНОГО СКЛОНА (ЗАПАД ЧУКОТСКОГО НАГОРЬЯ)

B. A. YURTSEV, I. B. KUCHEROV. ANALYSIS OF A MICROZONAL SEQUENCE OF THE TUNDRA PLANT COMMUNITIES OF THE NORTH-FACING MOUNTAIN SLOPE (THE WESTERN PART OF THE CHUKOTKA UPLAND, THE NORTH-EASTERN ASIA)

Пять сообществ, образующих микропоясный ряд (от бесснежной вершины горы до снежника у подножия склона; Юрцев, Кучеров, 1993), представляют каждое особую ступень нивальности, разные элементарные геохимические ландшафты, разные типы почв и синтаксоны в ранге до типа или подтипа растительности. Каждое сообщество имеет значительный блок дифференцирующих видов и свой флороценотический комплекс (ФЦК), отличающийся также набором и соотношением биоморф и географических элементов. У обоих «полюсов» оси нивальности виды сконцентрированы в одном-двух ФЦК, на мезохионной ступени представлены все ФЦК, а «свой» ФЦК состоит из мелкодревесных гипоарктических видов. Проанализирована структура видового разнообразия сообществ разных ступеней нивальности, выявлены противоположные тенденции в распределении лишайников и мохообразных на профиле, различия кластеризации описаний по составу сосудистых и несосудистых растений (мохообразных, лишайников). Кратко рассмотрен сукцессионный статус сообществ.

В нашей предыдущей публикации (Юрцев, Кучеров, 1993) была дана подробная характеристика сообществ микропоясного ряда северного горного склона и показана связь всего ряда с градиентом нивальности — от выпуклого гребня горы, зимой, по-видимому, свободного от снега, до мощного снежника у подножия склона. Характеристика хионогеоботанического профиля была соотнесена с общей характеристикой растительного покрова всего района бывшего пос. Паляваам в среднем течении одноименной реки на западе Чукотского нагорья. В конце статьи мы подчеркнули контрастность и значительную дискретность всех 5 сообществ хионогенной фитокатены.

Настоящее (второе) сообщение посвящено сравнительному анализу членов рассмотренного микропоясного экологического ряда, а также анализу распределения видов сосудистых растений (мхов и лишайников) по профилю (в связи с градиентом нивальности) и рассмотрению сочетаний основных эколого-ценотических групп видов на разных ступенях нивальности.

Начнем с систематизации основных различий 5 сообществ, образующих элементарную фитокатену, по показателям, приведенным в первом сообщении.

С целью удобства сравнения эти различия в основных чертах сведены в табл. 1. В последней графе 5 табл. 1 отражены достаточно резкие качественные изменения состава и структуры растительности, которые служат биоиндикаторами существенных изменений среды, включая режимы ее прямодействующих факторов и характеристики местоположений. Это и позволяет разбить более или менее плавный градиент данной элементарной катены на отрезки, в пограничных зонах которых, по-видимому, имеют место существенные (для растений) пороговые изменения комплекса косвенно- и прямодействующих факторов. Графы 3, 4, где дана характеристика почвы и элементарного геохимического ландшафта (через анализ местоположения), позволяют косвенно оценить изменения эко-

ТАБЛИЦА 1

Некоторые основные экологические и фитоценологические характеристики сообществ микропоясного ряда (хионогенной фитокатены)

Названия сообществ (сверху вниз по профилю)	Ступень нивальности	Элементарный геохимический ландшафт	Разность и некоторые характеристики почвы	Тип, подтип растительности (группа формаций)
1	2	3	4	5
34Ю. Редкотравная эпилитнолишайниковая криоксерофитная хионофобная группировка (комитация)	Ахионная	Элювиальный	Примитивная грубоскелетная на гумусированном хряще со щебнем: автономная ксероморфная слабокисло-субнейтральная	Тип: криоксерофитный травянистый Подтип: группировки хионофобных дернистых и подушковидных трав с фрагментами покрова эпилитных лишайников
35Ю. Куртинно-пятнистая дриадовая лишайниковая сухая щебнистая горная тундра	Олигохионная	Элювиально-транзитный	Горно-тундровая скелетно-дерновая* на хрящеватом легком суглинке со щебнем: автономная ± ксероморфная слабокисло-субнейтральная и ± субнейтральная (2-членная).	Тип: тундровый Подтип: криоксерофитный лишайниково-травянисто-простратнокустарничковый
36Ю. Ерничково-кассиопейно-багульниковая зеленомошно-ягельная горная тундра	Мезохионная	Транзитный	Горно-тундровая торфянисто-грубогумусная неоглеенная на хрящеватом легком суглинке со щебнем: алло-автономная ксеромезоморфная кислая	Тип: тундровый Подтип: лишайниково-моховогемипростратнокустарничковых тундр (группа формаций: арктогипоарктостланичковых мезоморфных мезохионофитных ацидофитных горных тундр с преобладанием ягельных лишайников)
37Ю. Чукчеивково-кассиопейная моховая бугорковатая горная тундра	Макрохионная	Транзитный	Горно-тундровая торфянистая неоглеенная на щебне: автоаллономная (гидро)мезоморфная слабокислая	Тип: тундровый Подтип: лишайниково-моховогемипростратнокустарничковых тундр (группа формаций: гипоаркто-арктостланичковых мезоморфных гемихионофитных гемиацидофитных горных тундр с преобладанием мхов)
38Ю. Разнотравно-осочково-полярноивковая мелкомоховая нивально-луговинная тундра	Мегахионная	Транзитно-аккумулятивный	Слаботорфянисто-дерновая на хрящеватом среднем суглинке с редким щебнем: аллономная гидромезоморфная субнейтральная	Тип: тундровый Подтип: мохово-травяно-простратнокустарничковых мезоморфных хионофитных гемиацидофитных луговинных тундр

Примечание. 34Ю—38Ю — номера описаний, сделанных Б. А. Юрцевым в 1989 г. (Юрцев, Кучеров, 1993). * Устное сообщение Г. М. Быстрякова (доклад о почвах района Паляваамского полустационара, 1981 г.).

логической ситуации на протяжении катены. Оценка ступени нивальности лишь отчасти основана на прямом наблюдении [наличие крупного снежника в основании катены, сильная задержка фенофаз растений в микропоясах II и III [1] (ранняя весна и весна) по сравнению с фенологическим сезоном времени наблюдений (конец июля—позднее лето)]; отчасти же сделана оценка самой растительности на основе многократно подтвержденных (в разных районах) связей между характером растительности и временем освобождения соответствующего экотопа от снежного покрова. Так, не случайно зональный комплекс видов, включая полный «кворум» гипоарктических кустарничков, маркирует среднее звено на градиенте от зимнебесснежного варианта к снежнику.

Зимний снос снега с вершины, с одной стороны, расширяет зону с элювиальным, более или менее ксероморфным типом почв, с другой — создает запас кристаллизированной воды в двух нижних вариантах (описания 37Ю и особенно 38Ю), позднее таяние которой повышает влагообеспеченность почвы и одновременно способствует ее охлаждению; в то же время перенос воды зимой в виде снега исключает зимние осадки из функции стока и выщелачивания.

Итак, число сообществ, составляющих данную фитокатену, соответствует числу основных ступеней полной хионогенной катены (табл. 1, графа 2). Следовательно, каждая ступень нивальности создает качественно своеобразную экологическую обстановку для своего растительного населения.

По качественным характеристикам геохимического ландшафта, почвы и растительности 5 ступеней катены могут быть сгруппированы в 3 «макроступени»: V с VI, III с IV, а $II_в$, как было показано в нашей предыдущей публикации, также распадается на два близких варианта — $II_{в_1}$ и $II_{в_2}$.

Верхняя макроступень (описания 34Ю и 35Ю), объединяющая ахионную и олигохионную ступени нивальности, соответствует выпуклому гребню и верхней привершинной, более пологой части склона с повышенной щебнистостью, снижением влагообеспеченности по сравнению с макроклиматической нормой для данного района, периодическим иссушением почв в вегетационный период. Это ослабляет транзит элементов, выносимых с элювиальной позиции (VI) через ступень V, создает условия для некоторого накопления оснований (повышение pH под свободными от дриадовой дернины пятнами до субнейтрального); резкое преобладание физического выветривания над иными формами способствует накоплению его продуктов в виде щебня и хряща.

Формирование на олигохионной ступени маломощного, но более или менее устойчивого снежного покрова обусловливает существенные различия экологических условий и растительности этой и ахионной ступеней. Снеговая корразия и выдувание из поверхностного слоя мелкозема (песчинок и хряща) исключают возможность поселения на вершинах со сдуваемым снегом даже хионофобных кустарничков (*Dryas punctata, Salix phlebophylla*) [2] и крайне замедляют формирование покрова эпилитных лишайников и их сукцессии (ксеролитосерии); в наиболее жестких для перезимовки ветроударных местоположениях (или фрагментах местоположения) покров листоватых и кустистых лишайников отсутствует. Здесь на умеренных высотах при повышенном иссушении из-за сильных ветров, стока и грубого механического состава почвы обычно развиты группировки (или разреженные сообщества) криоксерофитно-травянистого типа растительности, представленные комитациями хионофобных плотнокаудексовых розеткообразующих стержнекорневых, выпукло- и плоско-подушковидных, а также дерновинных трав, нередко с участием примитивных

[1] Микропоясы пронумерованы начиная от нестаявшего снежника (I) до гребня горы (описание 34Ю — VI): описания 38Ю — II, 37Ю — III, 36Ю — IV, 35Ю — V (Юрцев, Кучеров, 1993).

[2] Источники, по которым даются латинские названия растений, приведены в нашей предыдущей публикации (Юрцев, Кучеров, 1993).

полукустарничков и корневищно-кустовых осочек. В переходных, менее жестких ситуациях могут формироваться также фрагменты маломощного покрова эпилитных лишайников, поселяющихся на обломках щебня (как это и имеет место в описании 34Ю). Однако бóльшая величина проективного покрытия (ПП) лишайников по сравнению с цветковыми растениями не означает ценотического господства, так как для ксерофитов (как и для криоксерофитов) из цветковых характерен значительно больший радиус фитогенного поля в подземной сфере (корневые системы), нежели в надземной. Кислые органогенные подушки, содержащие леканориновые кислоты (как под лишайниковыми тундрами), здесь отсутствуют. Синузии редкотравья и эпилитных лишайников практически независимы. (Существуют варианты и со значительно бóльшим ПП криоксерофильных трав на вершинах).

Почвы примитивные, грубоскелетные, но щебневато-хрящеватый элювий прокрашен гумусом от разложения корней трав. Период вегетации здесь наиболее удлинен, характерны прогрев и аэрация почвы.

Другой (типовой) подтип криоксерофитно-травянистого типа растительности характеризуется большой сомкнутостью травостоя, высокой задернованностью субстрата и его высокой насыщенностью корнями, обычно доминированием плотнокустовых злаков и осоковидных и (или) корневищно-кустовых осочек. Этот подтип, как правило, замещает криофитные степи на больших высотах или при меньших нагреве и иссушении. Он свойствен сухим, чаще южным склонам (ксеротермным экотопам).

Группировки хионофобных криоксерофильных трав при существенно более холодном климате (подзона высокоарктических тундр и ее высотные аналоги) замещаются агрегациями гиперкриофильных подушковидных трав (полярными пустынями в понимании L. Bliss et al., 1984), представляющими собой самостоятельный тип растительности.

Наличие устойчивого (хотя и тонкого) снегового укрытия (по крайней мере в углублениях нанорельефа) и накопление хрящеватой супеси на олигохионной ступени (описание 35Ю) создают условия для поселения простратных летнезеленых (с неопадающими листьями) факультативно-петрофильных кустарничков *Dryas punctata* и *Salix phlebophylla*, формирующих маломощную тундровую дернину [3] поверх скелетнодернового горизонта (гумусированная хрящеватая супесь, густо пронизанная корнями). При этом дриада как стелющийся кустарничек обрастает субстрат, а ивка как корневищный кустарничек создает более диффузный покров, который в контуре описания 35Ю вкраплен в рыхловатую дриадовую дернину. До 55% поверхности приходится на щебневато-мелкоземистые пятна с покровом эпилитных лишайников и разреженным покровом петрофильных трав, во многом сходным с группировками ахионной ступени, но более продвинутым в отношении зарастания (оголенный щебень практически отсутствует); просветы в дернине также используются корневыми системами дриады и ивки.

Такая растительность отвечает всем основным признакам тундрового типа растительности (Юрцев, 1991), но представляет собой экологически, структурно и флористически крайний его подтип, переходный (и иногда образующий экотон) к криоксерофитному травянистому.

Данное сообщество принадлежит к обширной структурной (биоморфной) группе (экологически и флористически достаточно гетерогенной) простратнокустарничковых (простратностланичковых) тундр, как правило, образованной аркто-гольцовыми видами [4] и по сравнению с большинством сообществ гемипрост-

---

[3] «Арматуру» этой дернины образуют осевые органы кустарничков, а «наполнение» — отмирающие, но долго не опадающие их листья.

[4] Сюда тяготеет и *Arctous alpina*, относимый по своей поясно-зональной амплитуде распространения к гипоарктомонтанному элементу, но имеющий «центр тяжести», конечно, в полосе гипоарктических тундр.

ратных кустарничков занимающей экологически более или менее крайние позиции, находящиеся ближе к тому или иному «экологическому полюсу» (далее см. комментарии к мегахионной ступени с Salicetum polaris). Сам вид *Dryas punctata* в нашем микропоясном ряде северного склона со значимым покрытием спускается до макрохионной ступени (Cassiopetum tetragonae), *Salix phlebophylla* — до мезохионной, но здесь они уступают доминирование (и содоминирование) гемипростратным кустарничкам. Однако на южных склонах, сложенных андезитовыми туфами, ценоареал (зона доминирования) *Dryas punctata* простирается и на мезохионные экотопы, где этот вид нередко образует цельнопокровные остепненные дриадовые тундры. На карбонатных субстратах на Восточной Чукотке и о-ве Врангеля цельнопокровные мезоморфные бугорковатые тундры с *Dryas integrifolia* var. *integrifolia* очень характерны и для нивальных (макрохионных) подножий склонов гор разных экспозиций. Однако экологически, флористически и структурно наиболее своеобразны пятнистые и куртинные дриадовые тундры олигохионных сухих щебнистых экотопов. Не случайно именно на таких местоположениях дриадовые тундры достигают северных пределов подзоны арктических тундр на Таймыре и проникают во внутренние районы о-ва Большевик в подзону высокоарктических тундр (Сафронова, 1993).

Следующая — срединная — макроступень (описания 36Ю и 37Ю) объединяет мезо- и макрохионную ступени и занимает самую крутую часть склона (транзитный элементарный геохимический ландшафт). Несмотря на это, именно здесь формируются наиболее мощные (в пределах данного профиля) органогенные подушки, которые на макрохионной ступени (где они мощнее, чем в мезохионной) в нижнем подгоризонте включают в себя обильные обломки щебня. Об усилении признаков гидроморфизма почвы в нижнем сообществе (Cassiopetum) свидетельствуют не только утолщение органогенных подушек, но и наибольшая роль мхов в их формировании (включая сфагны). Зольность органогенного слоя в обоих сообществах высока, причем выше в нижнем из 2, что отчасти можно объяснить поверхностным смывом мелкозема. Наиболее низкие значения pH отмечены на мезохионной ступени (где в наземном слое доминируют ягели), что свидетельствует и о чертах автономности почвообразования (при ограниченной и эпизодической роли внутрипочвенного стока). Однако по сравнению с вышележащим вариантом (описание 35Ю) верхний минеральный слой почвы в ерничково-кассиопейно-багульниковой тундре обогащен мелкими фракциями (легким хрящеватым суглинком со щебнем).

Типично тундровому характеру почвы (горно-тундровой неоглеенной) соответствует растительность центрального (лишайниково-мохово-кустарничкового) подтипа тундрового типа растительности (Юрцев, 1991). Тундровая дернина включает в себя «арматуру» из погребенных оснований надземных ветвей кустарничков и отдельных низких кустарников, а также корневищ и заполнение («цемент») из отмерших частей лишайников и мхов. В более мезоморфных (мезо- и макрохионных) условиях доминирование переходит от простратных кустарничков (которые также присутствуют) к более рослым — гемипростратным с усилением среди них фракции гипоарктических олиготрофных видов; кульминация их ценотической роли приходится на мезохионную ступень, где, кроме того, пересекаются краевые зоны экологических амплитуд гемихионофильных (*Cassiope tetragona*) и гемихионофобных (*Dryas punctata, Salix phlebophylla*) видов. Здесь суше, щебневато-мелкоземистый делювий залегает ближе к поверхности, в нанорельефе террасок угадываются контуры некогда голых пятен (до 30% от общего ПП), ныне заросших ягельными лишайниками; на остальном пространстве мозаично чередуются смешанные рыхлые куртины из 2—3 видов кустарничков с вкраплением мхов и ягелей. При повышенном разнообразии мелкодревесных растений (13 видов, или около 47% от числа сосудистых), особенно гипоарктических, среди трав наряду с обычными гемиэвритопными горно-тундровыми видами представлены и петрофильные, ха-

рактерные для сухих щебнистых горных тундр (*Poa malacantha, Oxytropis czukotica, Saxifraga firma, Senecio resedifolius*). Преобладание гипоарктических видов в группе мелкодревесных форм, наличие группы криоксерофитов при отсутствии типичных хионофитов, бóльшая роль ацидофилов, доминирование ягелей в наземном покрове заставляют отнести сообщество 36Ю в пределах центрального подтипа тундрового типа растительности к другому синтаксону (ранга группы формаций; ранг оценен провизорно), нежели следующее сообщество профиля — Cassiopetum (описание 37Ю).

В кассиопейной тундре при сходном нанорельефе террасок уже нет крупных пятен, лишенных кустарничков; мозаичность тундровой дернины выражена нерегулярным чередованием смешанных куртин разных видов кустарничков, мхов. Высота кустарничкового яруса понижается, в наземном покрове преобладают мхи. Видовое разнообразие мелкодревесных сокращается до 9 видов (29.0% от числа видов сосудистых), преобладают аркто-гольцовые виды, включая хионофильный *Salix polaris*. Растительность имеет более мезоморфный облик, доля ацидофитов сокращается.

Нижняя макроступень — мегахионная — на нашем профиле представлена в описании 38Ю, относящемся к верхней полосе ступени $II_в$ с повышенной ролью гемихионофильных видов (в узкую экотонную полосу с сообществом ступени III заходят *Cassiope tetragona* и *Diapensia obovata*). На данном профиле мегахионная ступень занимает выположенное подножие склона с транзитно-аккумулятивным геохимическим режимом; развитая на хрящеватом среднем суглинке с редким и мелким щебнем почва фактически намыта; после прошедших во второй половине июля обильных дождей она была сильно переувлажнена. Повышение pH почвы до субнейтральных значений также свидетельствует об аллономном формировании. Почва гидромезоморфная дерновая, с маломощным торфянистым слоем (под тонким моховым покровом). Этому экологическому режиму соответствует растительность с большой ролью трав (ПП около 30%), особенно мезоморфных осоковидных и разнотравья, надземные побеги которых в день описания (27 VII) еще очень слабо отросли и не скрывали приземный ярус *Salix polaris* и мелких мхов. Такое сообщество представляет собой своеобразный подтип тундрового типа растительности с единственным травоподобным видом корневищного простратного кустарничка *Salix polaris*, отчасти сходным по биоморфе с гемихионофобным видом *S. phlebophylla*, но отличающимся от него более мезоморфными опадающими осенью листьями и крайне недолговечными и короткими надземными парциальными кустами (эволюционный шаг к биоморфе корневищной травы; Дервиз-Соколова, 1982). Данный тип сообщества является переходным к типу нивальных лужаек. Из-за более или менее равномерного распределения очень коротких надземных побегов *S. polaris*, связанных столоновидными корневищами, горизонтальная структура сообщества относительно гомогенная, мелкомозаично-диффузная.

Итак, тундровая растительность доминирует на 4 ступенях нивальности; 5-я (ахионная, или как бы нулевая) занята группировками криоксерофильных трав. Из 4 ступеней, занятых тундрами, экологически крайние принадлежат к экотонным подтипам тундрового типа растительности, переходным соответственно к криоксерофитно-травянистому и нивально-луговому типам; мелкодревесные доминанты в них представлены простратными кустарничками и малоразнообразны (1—2 вида). Срединные (по снежности) варианты — мезо- и макрохионный — принадлежат к центральному подтипу тундрового типа растительности: формируются лишайниково-мохово-гемипростратнокустарничковая тундровая дернина и торфянистые органогенные подушки, доля мелкодревесных форм в видовом разнообразии сосудистых растений велика (1/3—1/2). На центральной ступени преобладают гипоарктические виды, а в наземном покрове — ягельные лишайники, на макрохионной — соответственно аркто-гольцовые виды и мхи.

Рассмотрим распределение видов сосудистых растений, мохообразных и лишайников по 5 сообществам, соответствующим основным ступеням нивальности (Юрцев, Кучеров, 1993 : 32, таблица). Прежде всего мы условно разделили все виды сводного списка (см. цитированную таблицу в нашей предыдущей публикации) на интегрирующие (активные на данной катене, присутствующие на 3—4 ступенях из 5, если же на 2, то с пропуском 1—2 ступеней нивальности) и дифференцирующие (встреченные на 1 или 2 соседних ступенях). Встреченные в пределах 1 ступени виды мы условно именуем в данной работе стенотопными, 2 — гемистенотопными, 3—4 подряд — гемиэвритопными.

Неожиданным для нас явилось то обстоятельство, что ни один из видов сосудистых, мохообразных и лишайников не встречен сразу во всех 5 сообществах, т. е. на всех ступенях нивальности. На «карбонатных» профилях в тундровой зоне такие виды нашлись бы (ср. Баландин, Разживин, 1980), как и на некарбонатных в подзоне арктических тундр (личные наблюдения Юрцева на о-ве Врангеля).

Лишь 1 вид — *Saxifraga firma*, приуроченный к локальным выходам щебня, найден на ступенях — от ахионной (34Ю) до мегахионной (38Ю), т. е. по всей амплитуде условий ряда, но с пропуском на макрохионной. Все 4 ступени с тундровой растительностью освоили *Luzula confusa* и *Anemone sibirica*, при этом максимальное ПП они имеют в крайних звеньях ряда с господством аркто-альпийских простратных кустарничков. Те же 4 ступени освоены лишайниками *Cetraria islandica* и *Dactylina arctica* (но с максимумом ПП на мезохионной ступени). *Pedicularis lanata*, мох *Rhytidium rugosum*, лишайник *Thamnolia vermicularis* s. l. отмечены лишь в олиго- и мегахионных тундрах, но отсутствуют в мезо- и макрохионных с типичной тундровой дерниной, т. е. имеют разрыв в середине ряда при сходной амплитуде.

Гемиэвритопные виды, освоившие 3 более или менее сухие ступени (от ахионной до мезохионной), это — *Oxytropis czukotica, Selaginella sibirica, Sphaerophorus globosus, Bryocaulon divergens, Alectoria ochroleuca.*

3 срединные ступени (от олиго- до макрохионной) освоили *Hierochlo; alpina, Dryas punctata, Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*; лишайники: *Cladina arbuscula, Cladonia macroceras*; мохообразные: *Anastrophyllum minutum, Dicranum spadiceum.*

Наконец, по 3 ступени (от мезо- до мегахионной) освоили *Saussurea tilesii, Cassiope tetragona, Diapensia obovata, Pedicularis capitata, Nardosmia glacialis, Lloydia serotina, Poa arctica, Hylocomium alaskanum, Ptilidium ciliare, Solorina crocea, Stereocaulon alpinum*. Здесь мы пока не касаемся количественного распределения гемиэвритопных видов по освоенным ими ступеням нивальности.

Число интегрирующих (гемиэвритопных) видов (как сосудистых, так и несосудистых) существенно меньше числа дифференцирующих (гемистенотопных и стенотопных) во всех описаниях, за исключением описания 36Ю (мезохионная ступень), где среди сосудистых наблюдается незначительный перевес интегрирующих видов (за счет видов, освоивших 3 ступени; табл. 2).

Если в сводных списках сосудистых и несосудистых растений выстроить группы видов с разной широтой амплитуды нивальности в порядке сокращения амплитуды (от гемиэвритопных к стенотопным), то можно заметить плавное, но быстрое повышение числа видов с более узкой амплитудой: 4 → 13 → 26 → → 38 среди сосудистых, 7 → 12 → 24 → 56 среди несосудистых споровых (табл. 2). Естественно, что состав стенотопных видов от описания к описанию по профилю полностью обновляется (в отличие от гемиэвритопных). В конкретных же сообществах очень часто наблюдается ощутимый численный перевес гемистенотопных видов (освоивших по 2 ступени нивальности) по сравнению со стенотопными. Исключение составляет мегахионная ступень, где ситуация обратная, а для несосудистых — и ахионная ступень. На мезохионной ступени число стенотопных видов сосудистых также незначительно выше числа гемистенотопных (7 против 6).

На фоне отмеченных числовых соотношений вырисовывается следующая закономерность. Доля видов с более широкой амплитудой нивальности понижается

ТАБЛИЦА 2

Численное распределение видов с разной широтой экологической амплитуды по хионогеоботаническому профилю

Виды	Ступени нивальности (номера описаний)					
	ахионная (34Ю)	олигохионная (35Ю)	мезохионная (36Ю)	макрохионная (37Ю)	мегахионная (38Ю)	в целом по профилю
	число видов / % от числа видов в описании					
А. Сосудистые растения						
Гемиэвритопные (в целом)	3/17.7	9/37.5	16/55.1	12/38.8	12/28.5	17/20.9
В том числе освоившие						
4 (5) ступеней	1/5.9	4/16.7	3/10.3	2/6.5	4/9.5	4/4.9
3 ступени	2/11.8	5/20.8	13/44.8	10/32.3	8/19.0	13/16.0
Гемистенотопные (2 ступени)	10/58.8	11/45.8	6/20.6	16/51.6	10/23.8	26/32.1
Стенотопные (1 ступень)	4/23.6	4/16.7	7/24.1	3/9.7	20/47.6	38/46.9
Всего	17/100	24/100	29/100	31/100	42/100	81/100
Б. Мохообразные и лишайники						
Гемиэвритопные (в целом)	4/17.3	15/37.5	14/41.2	13/43.3	10/27.7	19/19.2
В том числе освоившие						
4 (5) ступеней	1/4.3	7/17.5	2/6.1	4/13.3	6/16.6	7/7.1
3 ступени	3/13.0	8/20.0	12/36.4	9/30.0	4/11.1	12/12.1
Гемистенотопные (2 ступени)	8/34.8	15/37.5	11/33.3	10/33.3	6/16.6	24/24.2
Стенотопные (1 ступень)	11/47.9	10/25.0	8/24.2	7/23.3	20/55.6	56/56.6
Всего	23/100	40/100	33/100	30/100	36/100	99/100
Общее число видов в описании	40	64	62	61	78	180

к обоим концам ряда («полюсам») и повышается (до >50%) в середине ряда (мезохионная ступень) в первую очередь за счет видов, освоивших 3 ступени нивальности. Соответственно у мегахионного полюса существенно повышается доля стенотопных видов и среди сосудистых, и среди несосудистых (у противоположного — ахионного — полюса это наблюдается лишь в группе несосудистых). Подобная ситуация вполне соответствует предположению: в середине экологической оси по некоторому фактору можно ожидать повышения доли видов с широкой амплитудой, у «полюсов» — стенотопных.

Попробуем, опираясь на контингент стенотопных и гемистенотопных видов, составляющих 4/5 сводного флористического списка всего микропоясного ряда, наметить основные эколого-ценотические группы видов по их поведению на данном профиле. Сюда могут быть включены и некоторые гемиэвритопные виды, если при распределении по профилю они имеют четкий максимум по ПП и обилию на какой-либо одной ступени нивальности (по сути тот же подход применим и к гемистенотопным видам).

При классификации видов по их экологической амплитуде («экологическому ареалу»; то же и по географическому, см.: Юрцев, 1968 : 88) возможны два взаимодополняющих подхода — «метод крайних пределов» (т. е. группировка по всей амплитуде экотопов, сообществ, зональных или высотных полос) и «метод центра тяжести» (по максимальной приуроченности к тому или иному типу, классу экотопов или сообществ). При этом если один из этих подходов принят как главный, то подразделения, произведенные согласно дополняющему принципу, могут стать основой для выделов второго порядка. Группы видов по сходству всего спектра экотопов и сообществ (либо амплитуды их разнообразия) мы предложили называть эколого-ценотическими группами (элементами флоры), группы видов по их максимальной приуроченности к одному их типу или классу — флороценотическими комплексами (Юрцев, 1982; Юрцев, Камелин, 1991). Группировка видов по их распределению на трансекте — более узкая, но сходная задача. При этом будем иметь в виду вполне очевидное попарное объединение сообществ ахионной и олигохионной, а также мезохионной и макрохионной ступеней в соответствующие макроступени; всего их 3. Попытаемся выделить на нашем профиле аналоги флороценотических комплексов с «ядром» из стенотопных и «свитой» из гемистенотопных и гемиэвритопных видов.

1. Растения малоснежных и бесснежных вершин и сухих щебнистых склонов.
   1.1. Органофобы-петрофилы.
      1.1.1. Эвхионофобные: *Silene stenophylla, Artemisia glomerata* (на южной стороне горного гребня — *Pulsatilla multifida, Phlojodicarpus villosus*). Мхи: *Pogonatum urnigerum, Bryum* sp. Лишайники: *Parmelia stygia, Rhizocarpon geographicum, Candellariella* sp., *Rinodina turfacea, Ochrolechia upsaliensis, Umbilicaria proboscidea, Pseudephebe pubescens, P. minuscula.*
      1.1.2. Гемистенотопные растения с максимумом ПП на ахионной ступени: *Festuca auriculata, Minuartia obtusiloba* (в пятнистой дриадовой тундре — на щебнистых просветах дернины). Лишайники: *Bryoria nitidula, Parmelia omphalodes.*
      1.1.3. Растения со сходным распределением, но без четкого максимума на вершине: *Carex rupestris* (в дриадовой дернине менее обильна), *Arenaria capillaris, Potentilla uniflora, Androsace ochotensis.* Мох *Cynodontium* sp. Лишайники: *Cetraria nigricans, Hypogymnia subobscura* (в описании 35Ю — в дриадовой дернине).
      1.1.4. Растения со сходным распределением (приуроченность к щебнистым участкам), но с максимумом обилия в пятнистой дриадовой тундре (на пятнах): *Astragalus kolymensis, Poa glauca, Eritrichium*

tschuktschorum. Лишайники: *Peltigera polydactyla, Ochrolechia frigida, Pertusaria* sp.

1.1.5. Растения, найденные только на олигохионной ступени, преимущественно на щебнистых просветах: *Saxifraga nivalis, Dianthus repens*. Сюда же, вероятно, относятся и некоторые виды лишайников, перечисленные в подгруппе 1.3.1 ввиду невозможности определить их в полевых условиях.

1.2. Гемиэвритопные растения с максимумом обилия на 2 верхних ступенях (в пятнистой дриадовой тундре обычны в обеих микрогруппировках): *Selaginella sibirica, Oxytropis czukotica*.

1.3. Гемихионофобные гемипетрофильные виды, приуроченные или тяготеющие к дриадовой микрогруппировке на олигохионной ступени.

1.3.1. Стенотопные (на данном профиле): полупаразитный на дриаде *Pedicularis amoena* (только здесь найдена молодая особь *Novosieversia glacialis*; однако на северо-восточном склоне этот вид был обычен в лишайниково-кассиопейной тундре; описание 16К; Юрцев, Кучеров, 1993). Мохообразные: *Polytrichium juniperinum, Tortella tortuosa, Tortula ruralis, Eurhynchium pulchellum, Hypnum vaucheri, Racomitrium canescens, Lophozia excisa*. Лишайники: *Pertusaria panyrga, Alectoria nigricans, Cornicularia aculeata*.

1.3.2. Вид, эпизодически заходящий на ахионную ступень: *Artemisia furcata*.

1.3.3. Виды гемихионофобные, встреченные и ниже по профилю, но в значительно меньшем обилии: доминант и субдоминант из простратных кустарничков — *Dryas punctata* и *Salix phlebophylla* соответственно. Лишайник *Stereocaulon paschale*.

Итак, нами выявлен 51 вид, так или иначе приуроченный к верхней (ахионно-олигохионной) макроступени, почти все — верные ей (лишь 6 видов — предпочитающие ее средней макроступени), в том числе 22 вида сосудистых растений, 10 — мохообразных, 19 — лишайников. Все они подразделяются на 2 основные группы. В группе петрофитов — обитателей оголенных либо более или менее покрытых маломощным ярусом эпилитных лишайников щебнистых и щебневато-супесчаных участков ахионной и (или) олигохионной ступени (1.1) насчитывается 33 вида, в том числе 15 — сосудистых, 3 — мхов, 15 — лишайников. В группе обитателей ивково-дриадовых (в данном случае сквозистых, неплотных) куртин (1.3) насчитывается 16 видов, в том числе только 5 — сосудистых, 7 — мхов, 4 — лишайников. Видов, одинаково обычных для обоих типов (микро)группировок, всего 2 (1.2); это стелющиеся растения, способные к обрастанию оголенного сухого субстрата: стержнекорневой («плоскоподушковидный») *Oxytropis czukotica* и плаунок *Selaginella sibirica*. Оба вида проникают и в мезохионные кустарничково-лишайниковые горные тундры (но в меньшем обилии).[5]

Во вдвое более бедной видами, чем в 1.1, группе 1.3 *Novosieversia glacialis* — случайный элемент. Основу же составляют 2 покровообразующих простратных летнезеленых кустарничка с неопадающими листьями — *Dryas punctata* (аэроксильный) и *Salix phlebophylla* (геоксильный), находящихся на олигохионной ступени у своего экологического предела, но не имеющих здесь конкурентов в виде гемипростратных и других гипоарктических и арктогольцовых кустарничков. Последние появляются или усиливаются (брусника) на мезохионной ступени. *Pedicularis amoena* — полупаразит на *Dryas, Artemisia*

[5] Если бы возникла необходимость отказаться от выделения этой переходной группы, то *Selaginella sibirica* мы, скорее, отнесли бы к группе 1.3, а *Oxytropis czukotica* — к 1.1.

furcata (короткокорневищный травянистый многолетник) — наиболее обилен на просветах в дриадовой дернине. Ядро видового разнообразия группы составляют мелкие виды мхов, заполняющие (вместе с плаунком) просветы в дернине *Dryas*.

Основу набора сосудистых растений группы 1.1 составляют криоксерофильные многолетние травы; бо́льшая часть их относится к тем же биоморфам, что и виды криофитно-степного комплекса (стержнекорневые, с плотным, сильно разветвленным каудексом, большей частью розеткообразующие травы; кроме того, 2 вида безрозеточных; 2 вида дернистых злаков — истиннодерновинный и безрозеточный рыхлодерновинный; 1 вид корневищнокустовой осоки; 1 вид криоксерогенного полукустарничка, переходный к травам; названные выше виды встречаются в криофитных степях как криофильный элемент), но появляются и виды подушковидных трав (*Androsace ochotensis, Eritrichium tschuktschorum, Minuartia obtusiloba*). Характерно преобладание метаарктических нециркумполярных видов («ангаридских» и берингийских; Баландин, 1984). Среди лишайников преобладают эпилитные, в основном корковые и листоватые виды, а из трубчато-кустистых — представители сем. *Usneaceae* (ягели отсутствуют).

2. Растения средне- и многоснежных склонов с гемипростратнокустарничковыми лишайниково-моховыми тундрами.
   2.1. Растения среднеснежных склонов с кустарничково-лишайниковыми тундрами.
      2.1.1. Стенотопные (на данном профиле!) мезохионофиты-органофилы: *Empetrum subholarcticum, Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, Arctous alpina, Orthilia obtusata, Pyrola incarnata* (случайно и единично — *Minuartia arctica*). Мохообразные: *Dicranum congestum, Lophozia longiflora, Polytrichum strictum, Tetralophozia setiformis.* Лишайники: *Cetraria kamczatica, Masonhalea richardsonii, Lobaria linita, Cladonia uncialis.*
      2.1.2. Гемистенотопные, заходящие в пятнистые дриадовые тундры олигохионной ступени. Сосудистых в этой подгруппе нет (*Salix phlebophylla* имеет максимум на олигохионной ступени). Мхи: *Racomitrium lanuginosum, Polytrichum piliferum, Dicranum elongatum.* Лишайники: *Cetraria nivalis, C. cucullata, Asahinea chrysantha.*
      2.1.3. Гемистенотопные, заходящие в кассиопейные тундры макрохионной ступени: *Ledum decumbens, Betula exilis, Pyrola grandiflora.* Лишайники: *Cladina rangiferina, Cladonia amaurocraea.*
      2.1.4. Гемиэвритопные, заходящие на олиго- и макрохионную ступени: *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus.* Лишайники: *Cladina arbuscula, Cetraria islandica.*

Состав этой группы (с 4 подгруппами) замечателен тем, что она включает в себя все зональные для района мелкодревесные гипоарктические арктобореальные виды профиля практически без примеси трав. В числе мохообразных — тундрово-таежные и отдельные криофильные виды, как и среди лишайников (отметим повышенную роль ягелей — трубчато-кустистых и листовато-кустистых видов). Все отмеченные на мезохионной ступени виды трав имеют свой оптимум на другой ступени, обычно на нижней. Таким образом, гипоарктический комплекс видов кустарничков, мхов и лишайников, определяющий облик данной долинно-горной флоры в нижнем поясе, на нашей хионогенной катене «втиснут» в узкую мезохионную ступень.

   2.2. Растения многоснежных склонов с кустарничково-моховыми тундрами (гемихионофильные, органофильные, реже органотолерантные).

2.2.1. Стенотопные (верные на данном профиле!): *Salix tschuktschorum, Polygonum tripterocarpum, Saxifraga nelsoniana.* Мохообразные: *Barbilophozia kunzeana, Bryum* sp. 2, *Conostomum tetragonum, Lophozia* sp., *Oncophorus wahlenbergii.* Лишайники: *Peltigera scabrosa, Psoroma hypnorum.*

2.2.2. Гемистенотопные, заходящие в кустарничково-лишайниковые тундры мезохионной ступени: *Parrya nudicaulis, Claytonia acutifolia.* Мхи: *Sphagnum girgensohnii, Aulacomnium turgidum.*

2.2.3. Гемистенотопные, заходящие в хионофитные травяно-ивковые моховые луговинные тундры мегахионной ступени: *Festuca altaica, Polygonum ellipticum, Lagotis minor, Pedicularis langsdorffii.* Мохообразные: *Polytrichastrum alpinum, Tritomaria quinquedentata, Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete.*

2.2.4. Гемиэвритопные, заходящие на обе соседние ступени профиля: *Cassiope tetragona* (основной доминант, ниже — только в экотонной полосе), *Diapensia obovata* (ниже — как предыдущий), *Pedicularis capitata.* Мохообразные: *Hylocomium alaskanum, Ptilidium ciliare.* Лишайник *Stereocaulon alpinum* (в верхней части мегахионной ступени в равном обилии).

При общем флористическом и структурно-ценотическом сходстве сообществ макрохионной и мезохионной ступеней на данном профиле различия их «флористических ядер» вполне отчетливы и, по-видимому, определяются не только разной длительностью периода вегетации, но и лучшей и более устойчивой влагообеспеченностью почвы в кассиопейно-моховой тундре. Отсюда — ценотический максимум ряда обычных тундровых мхов (гемиэвритопных — на профиле): *Hylocomium alaskanum,* печеночника *Ptilidium ciliare* — на макрохионной ступени. Мхи в группе дифференцирующих видов явно преобладают над лишайниками. Показательно наличие в той же группе 3 видов аркто-гольцовых кустарничков (стланичков) — стенотопного *Salix tschuktschorum* и гемиэвритопных *Cassiope tetragona, Diapensia obovata* (впрочем, оба последних очень слабо заходят в пределы мегахионной ступени). Корневищные травы *Polygonum tripterocarpum* и *Saxifraga nelsoniana* — факультативные органофилы, отнюдь не специфичные для макрохионной ступени, а, скорее, сопровождающие группу тундровых мхов. Стержнекорневые травы *Claytonia acutifolia* (моноподиальная розеткообразующая) и *Parrya nudicaulis* (корнеотпрысковая) — виды с повышенной активностью в горных тундрах района. *Festuca altaica* (крупнодерновинный злак) и *Polygonum ellipticum* и *Lagotis minor* (короткокорневищные двудольные) наиболее характерны для гемихионофитных мезоморфных или мезогигроморфных луговин (их место на нашем профиле занято кассиопейной тундрой); *Pedicularis langsdorffii* — полупаразит на видах ивок.

Общее число дифференцирующих видов на срединной макроступени 55 (в верхней — 51), в том числе сосудистых — 22, мохообразных — 19, лишайников — 14; на мезохионной ступени — 28 (сосудистых — 10, мохообразных — 7, лишайников — 11); на макрохионной — 27 (сосудистых — 12, мохообразных — 12, лишайников — всего 3). Показатели эти близки к таковым для группировок криоксеропетрофитов (15—3—15) с переходом на последнее место лишайников вместо мохообразных.

3. Растения избыточно многоснежных подножий склонов с луговинными нивальными тундрами.

3.1. Стенотопные хионофильные факультативно-органофобные: *Carex tripartita, Ranunculus nivalis, Luzula unalaschkensis, Draba lactea, D. juvenilis, Cardamine bellidifolia, Poa paucispicula, Saxifraga hyperborea,*

S. tenuis, Taraxacum alaskanum, T. arcticum, T. sibiricum, Minuartia biflora. [Факультативные гемихионофильные и мезохионофильные (произрастание на данном профиле в ничтожном обилии и исключительно на мегахионной ступени связано с эдафическими условиями или приурочено к просветам в дернине): *Saxifraga hirculus, S. hieracifolia, Trisetum spicatum, Carex lugens, Delphinium chamissonis, Luzula tundricola, Juncus castaneus*]. Мохообразные: *Mnium ambiguum, Tomenthypnum nitens, Bryum* sp. 3, *Aulacomnium palustre, Dicranum acutifolium, Sphagnum teres, Leiocolea heterocolpos* var. *arctica, Brachythecium albicans, Plagomnium* sp., *Barthramia ithyphylla, Distichium capillaceum, Isopterygium pulchellum, Timmia austriaca* var. *arctica, Campylium stellatum, Curtomnium hymenophylloides* (приуроченность значительной части названных видов к данной ступени непосредственно связана не с краткостью периода вегетации, а, скорее, с эдафическими и ценотическими условиями; из гигрофильных евтрофных тундровых мхов заметную роль играет *Tomenthypnum nitens*). Лишайники: *Cetraria delisei, Nephroma expallidum, Peltigera canina* s. l., *Biatora* sp., *Pannaria pezizoides.*

3.2. Гемистенотопные, заходящие в кассиопейные тундры макрохионной ступени: *Salix polaris* (основной доминант мегахионной ступени), *Oxyria digyna, Saxifraga porsildiana, Carex podocarpa, Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi.* Мхи: *Drepanocladus uncinatus* (самый массовый вид мха на мегахионной ступени). Условно сюда отнесены также *Pohlia cruda*, печеночник *Barbilophozia quadriloba.*

3.3. Гемиэвритопные виды, заходящие в кустарничковые тундры макро- и мезохионной ступеней: *Nardosmia glacialis, Lloydia serotina, Poa arctica.*

Сразу обратим внимание на то, что среди гемистенотопных и гемиэвритопных (не строго приуроченных к данной ступени) видов все представлены с заметным обилием; в их числе и основные доминанты, имеющие перевес в своем ярусе именно на избыточно многоснежных участках, где «сходят со сцены» их конкуренты из числа тундровых видов. Это относится главным образом к сосудистым растениям, а из мхов — только к *Drepanocladus uncinatus* (характерному растению луговин).

Общее число дифференцирующих видов 48, что в 1.5—3 раза выше, чем в основных рассмотренных «флористических ядрах» вышележащих ступеней, и приближается к сумме дифференцирующих видов верхней и срединной макроступеней по отдельности (51 и 55). Из них 27 видов сосудистых (на верхней и срединной макроступенях — по 22), 16 — мхов (против 10 и 19), всего — 5 лишайников (против 19 и 14).

Состав жизненных форм в хионофильной группе своеобразен, особенно среди стенотопных хионофильных видов, где первое место по видовому разнообразию занимают миниатюрные травы — «вегетативные одно- и малолетники»: короткокорневищные травы с укороченным вертикальным корневищем и быстро обновляющимися придаточными корнями (кистекорневые растения). Среди гемистенотопных и гемиэвритопных (в том числе фоновых) видов доминируют длиннокорневищные мезоморфные травы, представлены также корнеотпрысковый и луковично-столонный виды. Но особую роль в структуре сообществ играет *Salix polaris* — корневищный кустарничек с существенно редуцированной надземной сферой, который является одним из ведущих ценозообразователей не только в нивальных тундрах, но и в подзоне арктических тундр Сибири (Чернов, Матвеева, 1979; Bliss, Matveyeva, 1992).

Отметим, что на мегахионной ступени нашего профиля (описание 38Ю) представлена значительная часть комплекса хионофитов Западной Чукотки (не встречены *Ranunculus sulphureus, R. pygmaeus, Phippsia algida, Parnassia kotzebuei, Erigeron humilis*). В ядре хионофитного комплекса преобладают метаарктические

виды, а по долготному распространению — циркумполярные и амфиберингийские.

Если посмотреть распределение видового разнообразия (ВР) по 5 основным флороценотическим комплексам (**1.1**, **1.3**, **2.1**, **2.2** и **3**; 2 вида сосудистых из группы **1.2** разделяем между **1.1** и **1.3**), то можно обнаружить приуроченность двух максимумов ВР сосудистых растений к «экологическим полюсам» за счет трав (сверху вниз: 16→6→10→12→27), однонаправленное увеличение ВР мохообразных в том же направлении (3→7→7→12→16) и в общем противоположную, но более сложную тенденцию изменения ВР лишайников (15 → 4 → 11 → 3 → 5). Результирующая кривая (для всех 3 групп растений) 34 → 17 → 28 → 27 → 48 близка к кривой ВР у сосудистых растений. Конечно, глубокий «провал» ВР в группе **1.3** (после верхнего максимума в **1.1**) отчасти можно объяснить тем, что к **1.3** отнесены дифференцирующие виды дриадовой микрогруппировки олигохионной ступени, в группе же **1.1** объединены дифференцирующие виды ахионной ступени и дифференцирующие виды щебнистых пятен с эпилитными лишайниками олигохионной ступени.

Не следует забывать, однако, что общий пик ВР на мегахионной ступени приходится на ее краевую зону, пограничную с макрохионной; в нижерасположенной полосе видовое разнообразие резко сокращается (Юрцев, Кучеров, 1993; данные по сосудистым) и, несомненно, минимально в центральной зоне снежника, возможно, протаивающей не каждый год (точно так же существуют и более оголенные вершины, лишенные даже фрагментарного покрова эпилитных лишайников, и с более скудным набором сосудистых растений). Кроме того, пессимум по длительности периода вегетации приходится на транзитно-аккумулятивный элементарный геохимический ландшафт, лучше обеспеченный влагой, с насыщенными основаниями и обогащенными мелкоземом дерновыми почвами (на намытом суглинке), и на участки, протаивающие в самый теплый период лета.

В табл. 3 показано соотношение представителей 5 основных флороценотических комплексов (ФЦК) и не вошедших ни в один из них гемиэвритопных видов по сообществам, представляющим на нашем профиле основные ступени нивальности. В массивах как сосудистых, так и мохообразных и лишайников по диагонали табл. 3 располагаются наивысшие показатели ВР флороценотического комплекса, тяготеющего к соответствующей ступени нивальности, за исключением сосудистых растений пятнистой дриадовой тундры олигохионной ступени, где виды щебнистых пятен объединены в ФЦК с видами редкотравных криоксеропетрофитных группировок ахионной ступени. Максимальное ВР сосудистых растений на олигохионной ступени приходится на комплекс обитателей незадернованных щебнистых участков с покровом эпилитных лишайников. Однако среди споровых диагональная закономерность выдержана и на олигохионной ступени за счет появления в составе дриадовой дернины значительной группы мхов.

Максимумы ВР среди сосудистых приходятся на ФЦК крайних ступеней — ахионной и мегахионной; среди мохообразных и лишайников имеется третий максимум ВР (в абсолютном выражении) — в мезохионной ступени, равный ахионному (19 видов, 57.6%). Однако относительный максимум (по доле от ВР сообщества) и среди сосудистых, и среди несосудистых споровых приходится на ФЦК ахионной ступени; впрочем, здесь он завышен из-за включения растений щебнистых пятен олигохионной ступени.

Из табл. 3 видно, что на крайних ступенях вблизи «полюсов» ВР концентрируется в одном ФЦК с небольшим участием одного-двух соседних ФЦК. На мезохионной ступени среди сосудистых растений наблюдается наиболее плавная и широкая кривая распределения с относительно невысоким пиком в ФЦК **2.1**; при этом представлены все 5 ФЦК. Среди мохообразных и лишайников пик более крутой (19 видов), ФЦК **1.1** не представлен, **1.3** (как и **3**) представлен

ТАБЛИЦА 3

Распределение представителей флороценотических комплексов (ФЦК) по ступеням нивальности

Ступени нивальности (номера описаний)	Число видов/% от ВР сообщества						
	во флороценотическом комплексе					гемиэвритопных (вне ФЦК)	итого
	1.1*	1.3**	2.1	2.2	3		
Сосудистые растения							
Ахионная (34Ю)	14/82.3	2/11.8	0/0	0/0	0/0	1/5.9	17/100
Олигохионная (35Ю)	12/50	6/25	1/5	0/0	0/0	5/20	24/100
Мезохионная (36Ю)	1/3.4	3/10.3	11/37.9	5/17.2	3/10.3	6/20.6	29/100
Макрохионная (37Ю)	0/0	2/6.5	4/12.9	12/38.7	9/29.0	4/12.9	31/100
Мегахионная (38Ю)	0/0	0/0	0/0	7/16.7	29/69.0	6/14.3	42/100
Всего видов	16/19.8	6/7.4	11/13.6	12/14.8	29/35.8	7/8.6	81/100
Мохообразные и лишайники							
Ахионная (34Ю)	19/82.6	0/0	0/0	0/0	0/0	4/17.4	23/100
Олигохионная (35Ю)	8/20	11/27.5	9/22.5	1/2.5	0/0	11/27.5	40/100
Мезохионная (36Ю)	0/0	1/3.0	19/57.6	5/15.2	1/3.0	7/21.2	33/100
Макрохионная (37Ю)	0/0	0/0	5/16.7	15/50	4/13.3	6/20	30/100
Мегахионная (38Ю)	0/0	0/0	2/5.6	5/13.9	24/66.7	5/13.9	36/100
Всего видов	19/19.2	11/11.1	19/19.2	14/14.1	24/24.2	12/12.1	99/100
Общее число видов сосудистых, мохообразных и лишайников	35/19.4	16/8.9	30/16.7	26/14.4	53/29.4	18/10	180/100

Примечание. * С включением *Oxytropis czukotica*. ** С включением *Selaginella sibirica*.

1 видом, **2.2** — 5 видами. На олигохионной и макрохионной ступенях наблюдается переходная ситуация; асимметрия в распределении видов по ФЦК значительная, но не столь резкая, как на краевых ступенях нивальности. Любопытно, что среди сосудистых растений макрохионной ступени вторым по ВР является ФЦК **3** (хионофитный), а не **2.1**, тогда как среди несосудистых споровых ФЦК **2.1** представлен полнее, чем **3** (5 видов против 2).

На олигохионной ступени среди сосудистых наибольшее ВР отмечено в ФЦК **1.1** (12 видов против 1 в **2.1**), тогда как среди несосудистых ВР как **1.1**, так и **2.1** одинаково (по 8 видов).

Среди гемиэвритопных видов без четкого максимума обилия на той или иной ступени максимум ВР среди сосудистых растений отмечается на мезохионной и мегахионной ступенях (в ахионной — всего 1 вид), а среди мохообразных и лишайников — на олигохионной (11 видов), на остальных ступенях число таких видов сопоставимо (4—7).

В целом наш профиль может служить упрощенной моделью распределения видов — представителей различных эколого-ценотических групп — вдоль одной экологической оси, отражающей сопряженное варьирование некоторой группы факторов. Выявленная ситуация (повышение оригинальности состава вблизи обоих полюсов, более смешанный состав в срединной зоне при наличии своей группы видов, тяготеющих к ней) соответствует ожиданию, однако олиго- и макрохионное «плечи» оси существенно асимметричны по ВР, что, по-видимому, можно интерпретировать, привлекая характер варьирования растительности по другим экологическим осям.

Анализ распределения представителей 5 ФЦК из числа сосудистых и несосудистых растений по 5 ступеням нивальности (табл. 3) показал заметные различия в поведении тех и других при сходстве общей тенденции распределения. В табл. 4 раздельно показано распределение сосудистых (в целом и отдельно — мелкодревесных), мхов и лишайников по тем же 5 ступеням.

При анализе табл. 4 выявлены следующие закономерности. 1. Наблюдается выравненность общего ВР на 3 срединных ступенях (от олиго- до макрохионной), занятых собственно тундровой растительностью (центральным подтипом — кустарничковым лишайниково-моховым, а также подтипом — криоксерофитным лишайниково-травянисто-простратнокустарничковым); ВР резко (более чем в 1.5 раза) понижается на ахионной ступени и несколько менее резко возрастает — на мегахионной (в ее пограничной зоне с менее экстремальным режимом снежности). 2. Неуклонно однонаправленно повышаются абсолютные значения ВР сосудистых растений от ахионной ступени к мегахионной (с перепадами этих значений от ступени к ступени в 7 → 5 → 2 → 11 видов). Однако по доле ВР сосудистых от общего ВР соответствующей ступени ситуация сложнее: 42.5% → → 37.5 (понижение!) → 46.8 → 49.2 → 53.8%; имеются как бы два уровня, причем более низкий соответствует верхней макроступени. По ПП отмечается однонаправленный подъем до макрохионной ступени (15—20% → 55—65 → 61—66 → → 85—90 → 65—70%) с двумя крутыми перепадами между ахионной и олигохионной, между мезохионной и макрохионной ступенями; с очень небольшим перепадом между олигохионной и мезохионной ступенями; со «спуском» почти на «мезохионный» уровень на мегахионной ступени. 3. Мелкодревесные растения (в основном из верескоцветных и сережкоцветных) отсутствуют на ахионной ступени, играют небольшую роль на олигохионной и мегахионной (в экотонных подтипах тундрового типа растительности) и имеют резкий подъем ВР на срединной (типично тундровой) макроступени, с пиком ВР (абсолютного и долевого) на мезохионной ступени, однако пик по их ПП приходится на макрохионную ступень (как и в случае мохообразных и сосудистых в целом). 4. Прослеживаются противоположные тенденции изменения ВР мохообразных и лишайников по профилю. ВР мохообразных повышается сверху вниз по профилю,

ТАБЛИЦА 4

Распределение видового разнообразия растений профиля по основным таксономическим группам

Ступени нивальности (номера описаний)	Численность (и доля) представителей таксономической группы				
	сосудистые растения		мохообразные	лишайники	итого
	всего	в том числе мелкодревесные			
Ахионная (34Ю)	17/42.5 15—20	0/0 0	3/7.5 2	20/50 45—50	40/100 60
Олигохионная (35Ю)	24/37.5 55—65	3/4.7 (12.5) 35—40	15/23.4 7—8	25/39.1 50	64/100 100
Мезохионная (36Ю)	29/46.8 61—66	13/21.0 (46.8) 55—60	13/21.0 15—20	20/32.2 65—70	62/100 100
Макрохионная (37Ю)	31/49.2 85—90	9/14.3 (29.0) 75—80	17/27.0 60	13/20.6 10—12	61/100 100
Мегахионная (38Ю)	42/53.8 65—70	3/3.8 (12) 35—40	25/32.0 50	11/14.1 8—10	78/100 100
На всем профиле *	81/45	15/8.3 (18.5)	49/27.2	50/27.8	180/100

Примечание. Над горизонтальной чертой в числителе косой дроби — абсолютное число видов, в знаменателе косой дроби — число видов, % от общего ВР данного описания (для мелкодревесных в скобках — % от ВР сосудистых растений данного описания); под горизонтальной чертой — проективное покрытие (ПП) данной группы растений в соответствующем описании. * Объединение (не сумма!) вышеприведенных множеств.

как и в случае сосудистых, но с небольшой инверсией на 3 срединных ступенях (3 → 15 → 13 → 17 → 25 видов); при этом 2 нижние ступени — макро- и мегахионная — характеризуются значительным перевесом мхов над лишайниками (по числу и доле видов, их суммарному ПП); 3 верхние ступени характеризуются столь же явным перевесом лишайников. По числу видов лишайников (20) ахионная ступень не отличается от мезохионной [максимум (25) на олигохионной], по долевому же участию отмечается более или менее равномерное однонаправленное падение роли лишайников в ВР. По ПП явный максимум лишайников приурочен к мезохионной ступени (за счет кустистых, в том числе ягельных), 2 верхние ступени почти не различаются, на нижних же обнаруживается 5—7-кратное снижение ПП лишайников.

Вполне объяснима отрицательная сопряженность мохообразных и лишайников — растений наземного покрова, относящихся к близким классам ценобиоморф, занимающих сходные ниши (отсюда экологическое взаимозамещение) и не участвующих в корневой конкуренции (отсюда определенная степень автономности относительно сосудистых растений).

Все сказанное свидетельствует о лабильности таксономической структуры ВР, ее зависимости от вектора экологических условий, а также о том, что общая «видовая насыщенность» экотопов, образующих данный микропоясный ряд, относительно постоянна (по крайней мере в зоне кустарничковых тундр разного типа).

Конечно, сосудистые растения, мохообразные и лишайники — это не монолитные группы по тенденциям распределения на профиле. Для сосудистых растений это было показано при рассмотрении биоморфного и отчасти географического сложения замещающих флороценотических комплексов и может быть подтверждено при сравнении по тем же показателям сообществ в целом. Характерна концентрация на данном хионо-геоботаническом профиле мелкодревесных верескоцветных и сережкоцветных, а также тундрово-таежных арктобореальных и гипоарктических мхов и кустистых лишайников (в первую очередь ягелей) на срединной макроступени, занятой (в силу этого) центральным подтипом тундрового типа растительности; концентрация эпилитных групп

лишайников (накипных, листоватых, а из кустистых — *Usneaceae*) на верхней макроступени и т. д.

С этой точки зрения показательно распределение по ступеням нивальности (сверху вниз по склону) основных биоморф лишайников:

накипные — 7 → 4 → 0 → 2 → 2,
листоватые — 7 → 6 → 4 → 3 → 3,
кустистые — 6 → 11 → 14 → 5 → 3,
трубчатые — 0 → 4 → 2 → 3 → 3.

В составе этих биоморф интегрирующие (гемиэвритопные) и дифференцирующие виды ведут себя по-разному. В частности, распределение интегрирующих видов более выравнено для всех биоморф; только к интегрирующим относятся виды трубчатых лишайников.

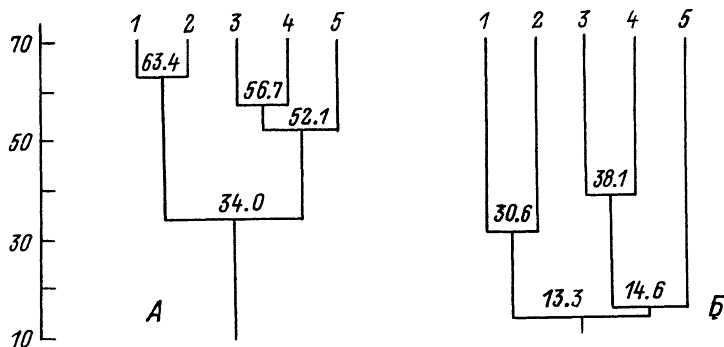
Различие экологических потенций разных систематических групп (ранга типа или группы типов) приводит к тому, что в видовом составе каждой группы (без учета и с учетом количественных соотношений видов, т. е. выравненности) по-своему (таксоно-специфически) отражаются сходства и различия условий среды на разных ступенях нивальности (в соответствующих сообществах). С помощью меры сходства Съеренсена—Чекановского (для классических и весовых множеств; Юрцев, Семкин, 1980) мы рассчитали для всех 5 сообществ попарное сходство состава сосудистых растений, несосудистых споровых в целом и объединения сосудистых и несосудистых растений. Результаты сравнения приведены на рисунке. Как видно из дендрограмм, структура отношений сходства для флоры в целом и для ее самых крупных составляющих — сосудистых и несосудистых (мохообразных и лишайников) — существенно различается.

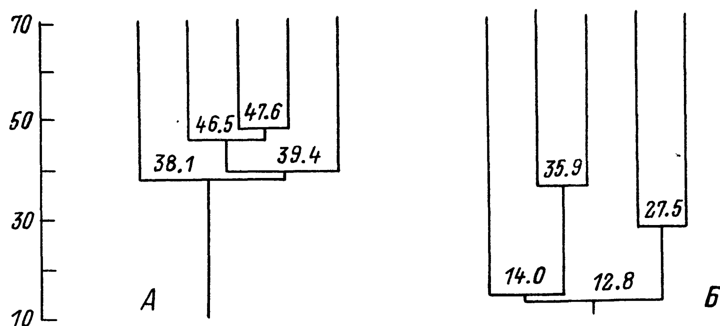
По составу сосудистых растений (см. рисунок, *I*, *А*) на уровне сходства >52% выделяются 3 кластера (приводим номера описаний): 34Ю и 35Ю (K_0 = 63.4%), 36Ю и 37Ю (56.7%), 38Ю (присоединяется ко второй группе при K_0 = 52.1%); объединение всех 3 кластеров происходит при K_0 = 34.0%. Интересно, что 3 кластера точно воспроизводят разбивку хионогенной катены на 3 макроступени; верхний кластер («спаянный» ФЦК 1.1) является наиболее естественным и противостоит группировке флор 3 нижних ступеней (от мезо- до мегахионной).

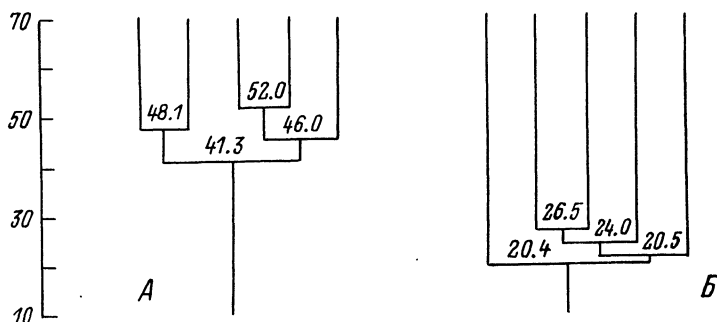
Если внести поправки на количество каждого вида в конкретном описании (по ПП), то общая структура графа сходства (см. рисунок, *I*, *Б*) не изменится, но понизится уровень сходства, при котором образуются кластеры (от 38.1 до 13.3%, когда объединяются все кластеры); связь 34Ю с 35Ю наблюдается при K_0 = 30.6%, 36Ю с 37Ю — при K_0 = 38.1% (уровень связи несколько выше); 38Ю присоединяется ко второй плеяде при K_0 = 14.6% (почти на том же уровне, что и первая плеяда!).

По составу мохообразных и лишайников, взятых вместе (см. рисунок, *II*, *А*), структура отношений сходства между теми же сообществами существенно изменяется. При близких значениях K_0 = 47.6% (36Ю и 37Ю) и 46.5% (36Ю и 35Ю) образуется центральный кластер, охватывающий всю зону кустарничковых тундр; к нему по одному присоединяются сначала 38Ю (K_0 = 39.4%), затем 34Ю (38.1%). Распад 1-го кластера (34Ю и 35Ю) отмечался бы и на дендрограммах, построенных для мохообразных, отдельно мхов и печеночников, для лишайников (здесь не приводятся). При этом во всех дендрограммах для мохообразных описание 34Ю (где мхов почти нет, печеночников нет) присоединяется к остальным в последнюю очередь, в дендрограмме для лишайников — раньше, чем 38Ю.

В дендрограмме для споровых с учетом ПП видов (см. рисунок, *II*, *Б*) наблюдается группировка описаний в 2 крупных кластера — 34Ю, 35Ю и 36Ю (при K_0 = 14.0%), а также 37Ю и 38Ю (при K_0 = 27.5%). Однако в 1-м кластере описание 35Ю связано с описанием 36Ю при K_0 = 35.9%, а 34Ю отстоит намного дальше (благодаря ничтожной роли мхов и меньшему ПП лишайников). Оба кластера объединяются при K_0 = 12.8 (!), т. е. почти на том же уровне, что и







Дендрограммы максимального сходства сообществ микропоясного ряда по составу: сосудистых растений (*I*), мохообразных и лишайников (*II*), 3 названных групп растений в целом (*III*); по составу видов без учета (*А*) и с учетом (*Б*) их проективного покрытия.

Номера описаний: *1* — 34Ю, *2* — 35Ю, *3* — 36Ю, *4* — 37Ю, *5* — 38Ю (расположение сообществ во всех дендрограммах одинаковое). Цифрами в «развилках» дендрограмм указаны значения меры сходства Съеренсена—Чекановского и ее модификации для весовых множеств (Юрцев, Семкин, 1980). По осям ординат — %.

описание 34Ю. Правильнее, по-видимому, говорить о 3 кластерах — 34Ю; 35Ю—36Ю; 37Ю—38Ю.

По составу цветковых и споровых, взятых вместе (см. рисунок, *III, А*), структура дендрограммы та же, что и для сосудистых (без учета ПП), хотя все уровни связи сближены и (кроме уровня объединения всех кластеров — 41.3%) несколько ниже; 1-й кластер более рыхлый, чем 2-й (K_0 = 48.1 и 52.0% соответственно). Воспроизводится деление катены на 3 макроступени.

Если учесть ПП каждого вида (см. рисунок, *III, Б*), то уровни связи понизятся и «сожмутся» в узкий интервал — 20.4—26.5%; по сути дела настоящая группировка отсутствует, каждое сообщество почти в одинаковой мере индивидуально.

Из анализа данной серии дендрограмм можно сделать методический вывод о том, что суммарное количественное сравнение сообществ по составу всех компонентов не может заменить «послойного» сравнения — по видовому составу каждого морфологически и экологически обособленного и ясно выраженного яруса.

Сукцессионный статус сообществ данного микропоясного ряда отчасти уже обсуждался (Юрцев, Кучеров, 1993). Сообщества, подобные приведенным в описаниях 34Ю и 38Ю (на противоположных «полюсах» градиента нивальности), закономерно повторяются в низкогорном ландшафте Чукотского нагорья на соответствующих местоположениях и представляют собой устойчивые образования. Устойчивость их определена прежде всего жестким контролем со стороны внешних условий, рассмотренных в нашей предыдущей статье. Редкотравная криоксерофитная группировка с фрагментами тонкого покрова эпилитных лишайников по структуре, а отчасти и по флористическому составу напоминает открытые группировки зарастающих щебнистых склонов, однако едва ли можно считать ее открытой, учитывая трудности поселения и самоподдержания растений на ветроударных позициях (иссушение, выдувание мелкозема, снеговая шлифовка зимой, открытость всем ветрам). Состояние покрова растений здесь может чутко отражать климатические перемены, особенно изменение ветрового режима, а также режима зимних и летних осадков. Источником эндогенных смен здесь могло бы стать дальнейшее расширение и укрепление лишайникового покрова с усилением позиций темноцветных *Usneaceae*, однако для ответа на вопрос, возможно ли это в данных жестких условиях, необходимы специальные исследования.

У противоположного полюса стабильная экологическая обстановка создается вследствие регулярного поступления влаги (в виде снега и почвенного стока), мелкозема и «органической трухи» с вышележащих частей склона, т. е. за счет перераспределения ресурсов в пределах геохимической катены. Тундрово-луговинная дернина имеет гомогенно- и мелкомозаично-диффузное сложение. Некоторое обогащение состава наблюдается в местах размыва дернины временными водотоками; но, кроме ряда гемиэвритопных видов, таких как *Saxifraga firma*, здесь поселяются и истинные хионофиты: *Minuartia biflora*, *Saxifraga tenuis*, *S. hyperborea*. Основной состав луговинно-тундрового покрова осваивает значительный отрезок градиента нивальности в пределах мегахионной ступени. Экзогенные смены (типа флуктуаций) здесь возможны, при этом они зависят в первую очередь от колебаний снежности зим и силы зимнего ветрового переноса: при значительном снижении того и другого можно ожидать формирования прерывистого яруса из *Cassiope tetragona*, *Diapensia obovata* (+ *Salix tschuktschorum*?) по покрову луговинной тундры, а при значительном повышении — наступления перелетовывающего ядра снежника на дернину из *Salix polaris*, трав и мелких мхов.

Весьма устойчивые сукцессионные стадии, по-видимому, представляют собой и описанные ранее сообщества олигохионной (35Ю) и макрохионной (37Ю) ступеней. Здесь еще вполне сказывается контроль со стороны экзогенных фак-

торов, ограничивающих позиции зонального комплекса гипоарктических и арктобореальных видов. В предыдущем сообщении (Юрцев, Кучеров, 1993) уже ставились вопросы о вероятности циклических микросукцессий в пятнистой дриадовой тундре (описание 35Ю) и об особенности микросукцессий на пятнах с эпилитными лишайниками и редкотравьем. Для решения этих вопросов требуются привлечение более широкого сравнительного материала, углубленное изучение подземной сферы сообществ и почвообразовательных процессов.

Чукчеивково-кассиопейная моховая тундра (37Ю), возможно, представляет собой топоэдафический климакс для ряда местоположений (в макрохионных условиях). Позиции гипоарктического олиготрофного комплекса видов здесь достаточно сильны, но (по крайней мере в группе мелкодревесных растений) они уступают доминирование группе горно-тундровых стланичков.

Что же касается тундрового сообщества узкой (на этой трансекте) мезохионной ступени, то именно здесь соотношение гипоарктических и аркто-гольцовых мелкодревесных изменяется в сторону господства первых. Однако в горизонтальной структуре сообщества на местах, занятых на олигохионной ступени щебнистыми пятнами с эпилитными лишайниками, развиты микрогруппировки ягельных лишайников без кустарничков, но ПП их сокращается от 55 до 30 %. На этой ступени можно ожидать дальнейшего эндогенного усиления позиций микрогруппировок гемипростратных и прочих кустарничков с вкраплением тундровых мхов, усиления мезоморфных черт в составе и структуре сообщества.

Завершая анализ микропоясного ряда, хотелось бы высказать мнение, что при выборе модельных экологических рядов для детального сравнительного анализа образующих их сообществ короткие ряды, покрывающие на небольшом расстоянии весь градиент (или его основную часть) варьирования какого-либо комплекса сопряженных экологических факторов («от полюса до полюса»), имеют существенные преимущества по сравнению с длинными и сложными рядами с периодическими изменениями вектора градиента. Упрощенность и как бы «обнаженность» связи между изменениями растительности и ее среды обитания облегчают интерпретацию полученных данных.

Разумеется, в связи с этим не исключается, а, напротив, предполагается систематизация самих микропоясных рядов как предпосылка к выбору модельных объектов. В нашем случае такая работа была проделана С. С. Холодом (1991). Изученный нами микропоясный ряд соответствует его 4-му типу фитокатен (точнее, их верхней части).

В заключение авторы считают своим приятным долгом выразить искреннюю признательность за определение мхов О. М. Афониной, печеночников — А. Д. Потемкину, лишайников — И. И. Макаровой, а также Т. Г. Полозовой за ценные консультации по жизненным формам растений изученного профиля.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баландин С. А. Сухие щебнистые горные тундры Чукотки (эколого-фитоценологическая характеристика, анализ флороценотического комплекса): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 24 с. — *Баландин С. А., Разживин В. Ю.* Влияние снежного покрова на распределение растительности на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1719—1733. — *Дервиз-Соколова Т. Г.* Жизненные формы ив Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 975—982. — *Сафронова И. Н.* О флоре острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 79—84. — *Холод С. С.* Классификация фитокатен горных склонов Центральной Чукотки. Морфологический аспект // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1239—1249. — *Чернов Ю. И., Матвеева Н. В.* Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. С. 166—200. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука, 1968. 235 с. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22. — *Юрцев Б. А.* Проблемы выделения тундрового типа растительности // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1.

С. 30—41. — *Юрцев Б. А., Камелин Р. В.* Основные понятия и термины флористики. Пермь: Изд-во Пермск. гос. ун-та, 1991. 81 с. — *Юрцев Б. А., Кучеров И. Б.* Микропоясный ряд тундровых сообществ северного горного склона (среднее течение р. Паляваам на западе Чукотского нагорья) как отражение градиента нивальности // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 1. С. 24—44. — *Юрцев Б. А., Семкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718. — *Bliss L. C., Matveyeva N. V.* Circumpolar Arctic vegetation // Arctic ecosystems in a changing climate. N. Y.: Academ. Press, 1992. P. 59—89. — *Bliss L. C., Svoboda J., Bliss D. I.* Polar deserts, their plant cover, and plant production in the Canadian High Arctic // Holarct. Ecol. 1984. Vol. 7. P. 304—324.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 VII 1992

SUMMARY

Each of the 5 plant communities studied (Yurtsev, Kucherov, 1993) forming a microzonal sequence — from a snow-free summit to a microzonal sequence snowbed at the foot of the north-facing slope, represents a separate grade of nivality, a peculiar elementary geochemical landscape, an independent type of soil, and a separate syntaxon of the rank up to a type or subtype of vegetation. Each of the communities has an appreciable core of differential species and a floro-coenotical complex (FCC) of its own, i. e. total sum of the species restricted to and/or preferential, with a peculiar set and proportion of biomorphs and geographic elements of flora. At both «poles» of the nivality axis, all of the species belong to 1—2 FCC, whereas at the mesochionic grade all the FCC are represented, and its «own» FCC is formed by low-arboreal hypoarctic species. The structure of species diversity in the plant communities at different grades of nivality has been analyzed. The opposite trends in the distribution of lichens and bryophytes along the profile have been found out, as well as the differences in the clasterization of relavees according to the composition of vascular and non-vascular (bryophytes, lichens) plants. The successional status of the plant communities is considered.

СООБЩЕНИЯ

УДК 561.532(479.25) : 551.782.2 : 551.791

И. Г. Габриелян

ОТПЕЧАТКИ ЛИСТЬЕВ И ПОБЕГОВ *POTAMOGETON* (*POTAMOGETONACEAE*) ИЗ ПЛИОЦЕНА—ПЛЕЙСТОЦЕНА АРМЕНИИ

I. G. GABRIELJAN. LEAF AND SHOOT IMPRESSIONS OF *POTAMOGETON* (*POTAMOGETONACEAE*) FROM THE PLIOCENE—PLEISTOCENE OF ARMENIA

По образцам ископаемых листьев и побегов из сисианской свиты (верхний плиоцен—нижний плейстоцен) установлено 3 новых для палеофлоры Армении вида рдеста — *Potamogeton coloratus*, *P. compressus* и *P. pectinatus*. Из этих видов лишь один (*P. pectinatus*) и ныне произрастает в Армении. Ближайшая точка произрастания *P. coloratus* находится у юго-западного берега Каспийского моря, а *P. compressus* — в Нижне-Донском флористическом районе европейской части России. В статье описаны современные листья и побеги этих 3 видов и сравнены с ископаемыми находками.

О находке *Potamogeton perfoliatus* L. по старым сборам в Сисианском р-не Армении уже сообщалось (Габриелян, 1991). Проведя новые обширные сборы в ряде известных прежде и в новооткрытых местонахождениях (а также использовав коллекцию А. Л. Тахтаджяна, любезно переданную мне), я обнаружил остатки нескольких видов *Potamogeton*. В настоящей статье сделана попытка описать (после консультации с С. Г. Жилиным летом 1992 г., Санкт-Петербург, БИН РАН) листья и побеги современных *Potamogeton* как бы с позиции необотаника, а затем уже сравнить с ними ископаемые из сисианской свиты, относимой к верхнему плиоцену—нижнему плейстоцену (Авакян, 1973). Эту попытку можно оправдать тем, что в палеофлорах Сисиана до сих пор не обнаружено ни одного полностью вымершего вида растения (свидетельство в пользу молодости сисианских палеофлор).

В диатомитах сисианской свиты обнаружен также ископаемый плод *Potamogeton*, но он будет описан в другой статье.

Potamogeton coloratus Hornem.
(рис. 1—3; табл. 1; I, *1—4*)

Описание современных листьев. Листорасположение очередное. Листья погруженные и плавающие, простые, сидячие или черешковые, цельнокрайные, бумажистые. Погруженные листья линейно-лопатчатые, линейно-ланцетные, ланцетные, продолговато-яйцевидные (рис. 1, *а—г*),[1] 3—13 см дл., 0.1—1.5 см шир. Плавающие листья яйцевидные (рис. 1, *д, е*); пластинка 2.3—11.6 см дл., 1.1—5.6 см шир. Черешок 0.5—3.4 см дл. Верхушки заостренные, притупленные или округлые (рис. 2, *а—в*); основания оттянутые, округло-клиновидные или округлые (рис. 2, *г—е*). Жилкование слабодуговидное или дуговидное в зависимости от формы пластинки, с многочисленными анастомозами; центральная жилка более

[1] Рисунки современных листьев и побегов сделаны по оригиналам из Общего сектора Гербария БИН РАН.

ТАБЛИЦА 1

Важнейшие признаки *Potamogeton coloratus* (современные и ископаемые листья)

Признаки листьев	Листья	
	современные	ископаемые
Длина пластинки яйцевидных листьев, см	2.3—11.6	2.7 (4 — реконструкция)
Ширина пластинки яйцевидных листьев, см	1.1—5.6	0.9 (1.8 — реконструкция)
Длина черешка, см	0.5—3.4	1.1
Число продольных жилок	1—17	7 (15 — реконструкция)
Число поперечных жилок (в среднем)	11—13	12—14
Угол между поперечными и главными жилками	55—95°	65—85°

широкая, чем остальные главные, которых насчитывается 2—8; промежуточных жилок 2—10. Последние (у широких листьев) обычно образуются в нижней части пластинки от поперечных анастомозов («перекладин»; Жилин, 1974), а близ верхушки снова превращаются в поперечные (рис. 2; 3, *а, б*). Анастомозы (рис. 3, *а—в*) отчетливые, в числе 11—13 на 1/4 длины пластинки,[2] отходят от главных (в нижней половине листа) под углом 55—95°.

Сравнение ископаемого листа с современными листьями. В коллекции имеется один отпечаток неполного листа (обр. 30/1217) этого вида, представляющий собой нижнюю четверть простого цельнокрайного листа, пластинка которого, по всей вероятности, была около 4 см дл., 1.8 см шир. (рис. 3, *б*; табл. I, *1*, *3*). Отпечаток имеет большое сходство с плавающими листьями современного *Potamogeton coloratus* по форме и размерам пластинки, по длине черешка, а также по характеру жилкования (рис. 3, *а—в*; табл. 1; I, *1—4*). Отпечаток по форме листа сходен также с плавающими листьями *Potamogeton gramineus* L., но последний легко отличается по правильным и густым поперечным жилкам и более острому углу отхождения их от главных (41—91° в нижней половине пластинки) (рис. 3, *г*).

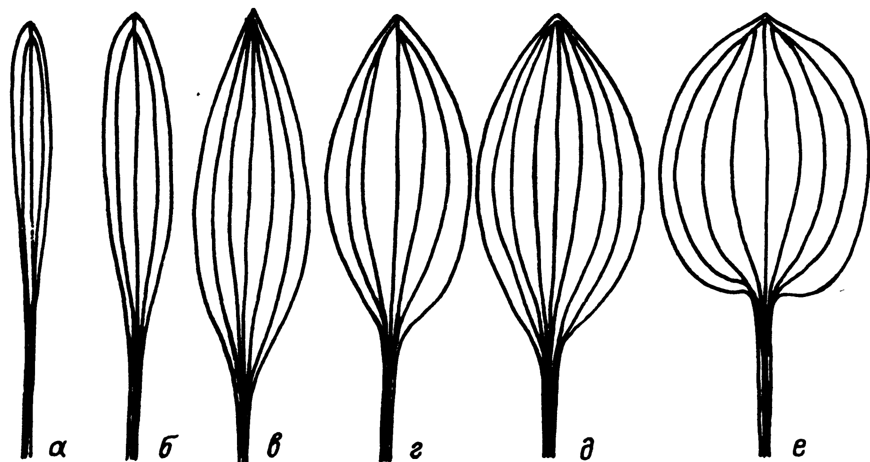


Рис. 1. *Potamogeton coloratus*.
Современные листья.

[2] Замеры проведены между 2 продольными жилками в нижней половине листовой пластинки.

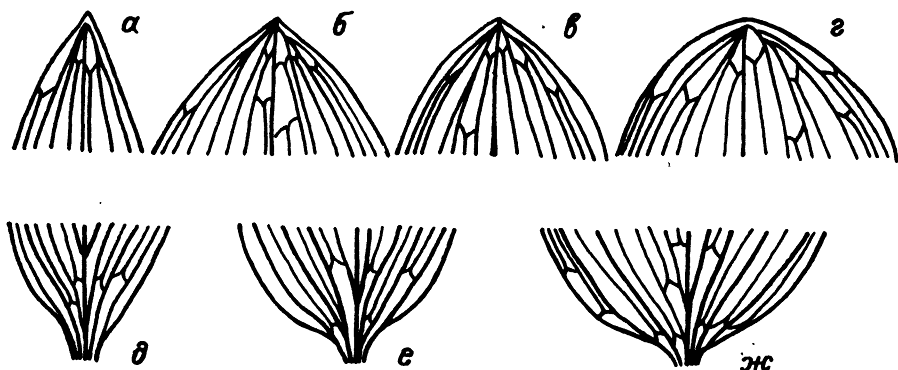


Рис. 2. *Potamogeton coloratus.*
Верхушки и основания современных листьев.

Рис. 3. *Potamogeton coloratus* (*а—в*), *P. gramineus* (*г*).
— современный лист, ×2; *б* — то же, фрагмент, ×2; *в* — обр. 30/1217, ×2; *г* — современный лист, фрагмент жилкования, ×2.

Potamogeton compressus L.
(рис. 4; табл. 2; I, *5—12*)

Описание современных листьев и побегов. Листорасположение очередное. Листья простые, сидячие, цельнокрайные, бумажистые, погруженные. Пластинка линейная, лентовидная, 1.5—21 см дл. (чаще 2—4), с заостренной, острой или усеченной верхушкой, с сужающимся основанием. Жилкование параллельное, с многочисленными продольными жилками (20—34, до 39); центральная жилка широкая, состоит из 9—17 продольных жилок у основания пластинки, 4—7 в середине и 1—3 у верхушки; боковых главных жилок 2—4, обычно также составных (из 2—3 жилочек). У верхушки пластинки боковые главные жилки присоединяются к центральной, а более тонкие заканчиваются свободно (рис. 4; табл. I, *8—10*). Поперечные жилки редкие, 3—4 на 1/4 длины пластинки,[3] связывающие (пересекая несколько промежуточных) главные жилки.

Прилистники длинные, 2—5 см, в верхней части растения с остающимися после отмирания волокнами.

Стебель сплюснутый, до 20 см дл., 1.5—3 мм шир. Из пазухи листа выходят 2 (иногда 3) веточки с углом между ними до 115° (чаще 45—65°) (табл. I, *6*). На верхушке растения имеются укороченные, сплюснутые побеги (табл. I, *12*). По всей вероятности, это зимующие вегетативные побеги, из которых в следующем году прорастает молодое растение. Об этом свидетельствует также наличие у *P. compressus* прикорневых листьев (исследовались гербарные образцы в Общем секторе Гербария БИН РАН), очень схожих с листьями укороченных побегов. Видимо, это характерно для многих видов рода, так как похожее явление наблюдается и у *P. acutifolius* Link, *P. obtusifolius* Mert. et Koch и т. д.

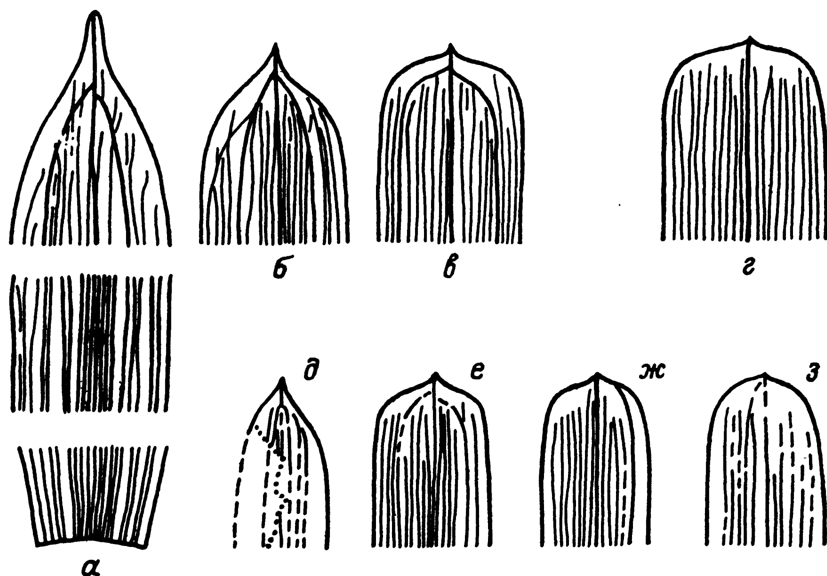


Рис. 4. *Potamogeton compressus*.

а—г — современные листья: *а* — ×9; *б* — ×8; *в*, *г* — ×7; *д—з* — ископаемые листья; *д—ж* — обр. 30-D/275, ×5; *з* — обр. 30-U/275, ×5.

[3] В середине пластинки, между 2 главными жилками.

ТАБЛИЦА 2

Важнейшие признаки *Potamogeton compressus* (современные и ископаемые листья и побеги)

Признаки листьев и побегов	Листья и побеги	
	современные	ископаемые
Длина пластинки, см	1.5—21.0	1.6—4.2 (10—15 — реконструкция)
Ширина пластинки, мм	1.0—5.0	2.0—4.7
Число жилок	20—34 (39)	23—35
Ширина стебля, мм	1.5—3.0	1.5—1.6
Угол между веточками из одного узла (обычно до)	65°	70°

Сравнение ископаемого материала с современным. В дарбасской, узской и ашотаванской палеофлорах Сисианского р-на найдено около 20 отпечатков, отнесенных мной к *Potamogeton compressus*. Это в основном отпечатки укороченных верхушечных побегов и отдельных листьев. Отпечатки сходны с *P. compressus* по строению побегов и форме верхушек листьев (рис. 4; табл. 2; I, *5—12*). Отпечатки также имеют сходство с *P. acutifolius*, но последний отличается более заостренной верхушкой листьев и меньшим числом жилок.

Potamogeton pectinatus L.
(рис. 5; табл. II)

Описание современных листьев и побегов. Листорасположение очередное. Листья погруженные, цельнокрайные, узколинейные (верхние листья щетинистые) (табл. II, *6*). Пластинка 2.5—15 см дл., не более 1.5 мм шир., с приостренной или острой верхушкой, 1—3-жилковая. Влагалища до 5 см дл., 1—2 мм шир., почти до основания рассеченные, язычок до 1 см дл.

Ветвление симподиальное. Влагалище обычно охватывает 2—3 веточки. Угол между ними обычно до 90° (чаще 45—60°). Изредка встречаются укороченные побеги (табл. II, *8*).

Сравнение ископаемого материала с современным. В Сисианском р-не отпечатки *P. pectinatus* встречаются почти повсеместно (они отмечены в местонахождениях Шамб, Дарбас, Уз, Шаки, Сисиан, Ашотаван) (рис. 5) в виде побегов и отдельных листьев. С современными они прежде всего схожи характером ветвления (рис. 6) и наличием 3 типов побегов — обычных (табл. II, *1—4*), верхушечных (табл. II, *5*, *6*) и укороченных (табл. II, *7*, *8*). Кроме того, сходство проявляется в одинаковом количестве жилок, примерно в тех же углах отхождения веточек и в форме влагалищ (табл. 3; II, *2*).

Из 3 обнаруженных в ископаемом состоянии видов *Potamogeton* наиболее широко (Евразия, кроме Арктики, Африка, Средняя и Северная Америка,

ТАБЛИЦА 3

Важнейшие признаки *Potamogeton pectinatus* (современные и ископаемые листья и побеги)

Признаки листьев и побегов	Листья и побеги	
	современные	ископаемые
Длина пластинки, см	2.5—15.0	1.5—7.1
Ширина пластинки, мм	До 1.5	1.0
Число жилок	1—3	1—3
Длина влагалища, см	До 5	1—1.9
Ширина влагалища, мм	1—2.5	1—2
Угол между веточками из одного узла (обычно до)	60°	57°

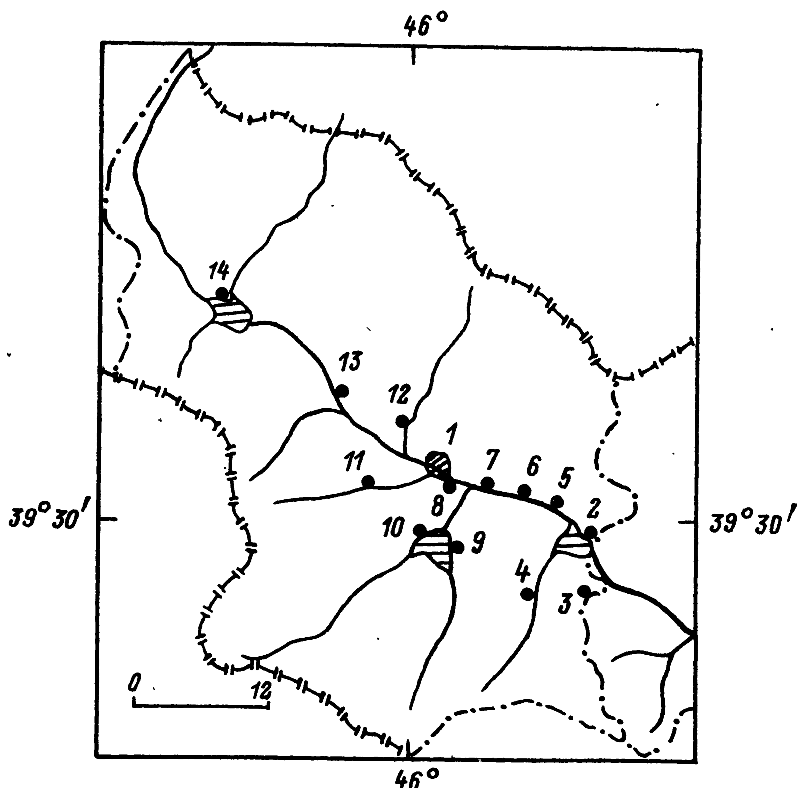


Рис. 5. Сисианский р-н Армении.

1 — г. Сисиан; *2—14* — местонахождения ископаемых рдестов: *2* — пос. Шамб, *3* — д. Лцен, *4* — Дарбас, *5* — Воротан, *6* — Вагуди, *7* — Агиту, *8* — Уз, *9* — Толорс, *10* — Ашотаван, *11* — Брнакот, *12* — Шаки, *13* — Ангехакот, *14* — Горайк.

Австралия) распространен *P. pectinatus*. В Армении *P. pectinatus* встречается в оз. Севан, в искусственном водохранилище Гюмуш (на р. Раздан), в р. Аракс и т. д. В палеофлорах Армении обнаружен впервые; в ископаемом состоянии известен в Польше, Молдове, на Северном Кавказе, в Западной Сибири (везде — в миоцене).

Для палеофлор Армении (а также Кавказа в целом) мной впервые приводится *Potamogeton compressus*, чей современный ареал охватывает Европу, Сибирь, Дальний Восток, Японию и Северную Америку (ближайшая от Армении точка произрастания — Нижне-Донской флористический район европейской части России). Непосредственный предшественник указанного вида — раннечетвертичный *P. praecompressus* Dorof., а современный *P. compressus* вполне сформировался уже после вюрма. Эти сведения получены по остаткам плодов (Дорофеев, 1986). Описанная здесь находка может оказаться более древней, если позднеплиоценовый—раннеплейстоценовый возраст сисианских флор подтвердится при дальнейшем их изучении.

Из 3 обсужденных видов рдеста наибольший интерес представляет *Potamogeton coloratus*, который Н. Н. Цвелев и А. Е. Бобров (1966) сочли реликтовым. Прежде ареал *P. coloratus* был более широким, о чем, кроме находок ископаемых растений, свидетельствует его нынешняя дизъюнктивность: Средняя и Южная Европа, Северная Африка, Антильские о-ва, а также единичные местонахождения у юго-западного берега Каспийского моря. Ископаемые виды, близкие к *P. coloratus*, известны из позднего миоце-

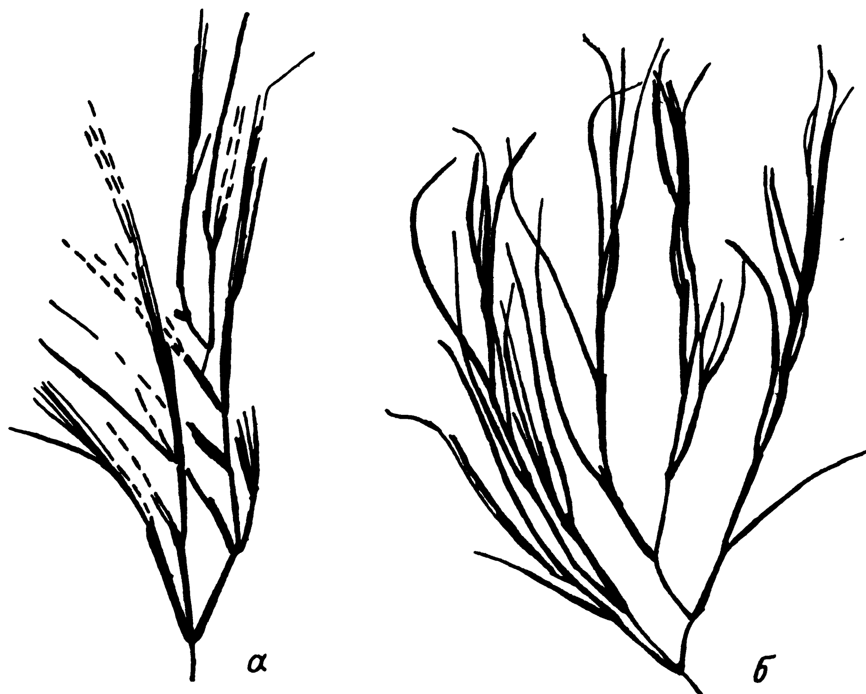


Рис. 6. *Potamogeton pectinatus.*

а — современный побег; *б* — ископаемый побег, обр. 30-Ash/7.

на Западной Сибири. В плиоцене и плейстоцене Европы встречены более близкие формы (Дорофеев, 1986). В палеофлорах Армении (и Кавказа) *P. coloratus* найден впервые.

В сисианских палеофлорах, помимо обильных остатков листьев деревьев и кустарников, встречаются отпечатки листьев и других водных и прибрежных растений: *Lemna trisulca* L., *Ceratophyllum demersum* L., *C. submersum* L., *Myriophyllum spicatum* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. Из наземных растений в этих флорах основной фон составляют виды из родов *Juniperus, Quercus, Acer, Tilia, Betula, Carpinus, Spiraea, Berberis, Rosa, Ribes* и т. д.

За помощь при выполнении данной работы я глубоко признателен Сергею Глебовичу Жилину. За любезно сделанные фотографии благодарю Галину Ивановну Петрову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авакян Т. А. Диатомиты сисианского месторождения Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1973. 134 с. — *Габриелян И. Г. Potamogeton perfoliatus* (*Potamogetonaceae*) в сисианской плиоценово-плейстоценовой флоре (Армения) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1160—1162. — *Дорофеев П. И.* Ископаемые *Potamogeton*. Л.: Наука, 1986. 133 с. — *Жилин С. Г.* Первый третичный вид рода *Aponogeton* (*Aponogetonaceae*) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 8. С. 1203—1206. — *Цвелев Н. Н., Бобров А. Е.* О некоторых более редких видах флоры Талыша // Нов. сист. высш. раст. 1966. Т. 2. С. 297—301.

Институт ботаники АН Армении
Ереван

Получено 14 X 1992

УДК 561 : 581.524.441 (571.511)

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 3

Ю. П. Кожевников, Х. А. Арсланов, М. С. Боч,
Л. Д. Сулержицкий, В. В. Украинцева

ОБ ИНФОРМАТИВНОСТИ ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИХ МАТЕРИАЛОВ С ВОСТОЧНОГО ТАЙМЫРА

Yu. P. KOZHEVNIKOV, Kh. A. ARSLANOV, M. S. BOTSCH, L. D. SULERZHITSKY, V. V. UKRAINTSEVA. ON INFORMATION CHARACTER OF PALEOBOTANICAL MATERIAL FROM THE EASTERN TAYMIR

Представлены результаты исследований ископаемых торфяника, песчано-торфяных слоенок[1] и ископаемых древесин, датированных методом радиоуглеродного анализа, из района низовий р. Бикада-Нгуома (восточный Таймыр). Показано, что только радиоуглеродные датировки способны прояснить время возникновения погребенных торфяников, тогда как геоморфологический анализ приводит к недоразумениям. Разносторонний анализ палеоботанических материалов и геоморфологии района исследований позволяет внести новые подробности в историю ландшафтов и растительного покрова.

Погребенные ископаемые торфяники в высокоширотных районах Арктики являются одним из наиболее содержательных источников палеобиогеографической информации. Время формирования такого рода торфяников устанавливается путем радиоуглеродного анализа слагающих их торфов. Они накапливают в себе пыльцу и споры растений, что позволяет интерпретировать прошлые условия среды и последовательные ее изменения во времени и пространстве. Наконец, само наличие ископаемых торфяников является показателем определенных климатических условий. В Арктике, в частности, эти торфяники свидетельствуют о более теплом (по сравнению с современным) климате, так как в нынешних условиях в высокоширотных районах торфяники не образуются, а если и образуется торфяной слой, то его мощность не превышает 15—22 см, как, например, на о-ве Большой Ляховский (Александрова, 1963).

Предметом исследования в данном сообщении являются ископаемые торфяник, песчано-торфяные слоенки, остатки деревьев и кустарников, обнаруженные в низовье р. Бикада-Нгуома (восточный Таймыр), которые датированы методом радиоуглеродного анализа. Торфяник залегает в террасе (высотой 2.5 м) р. Бикада-Нгуома в 20 км от ее устья (Таймырского оз.).

Район входит в подзону типичных тундр и расположен на увалистой равнине, простирающейся до гор Бырранга (рис. 1). В ботанико-географическом отношении он изучен достаточно хорошо (Толмачев, 1932—1935; Жандринская, 1970; Щелкунова, 1976; Кожевников, Рапота, 1981; Рапота, Кожевников, 1981; Кожевников, 1982, 1984), тогда как в палеоботаническом — очень слабо (Бердовская и др., 1970; Антропоген..., 1982; Егоров, Хомутова, 1985).

Увалистый рельеф равнины сформировался под действием полей мертвых льдов (Антропоген..., 1982). Увалы распространены не только севернее р. Бикада-Нгуома, но и к югу от нее, хотя, по мнению авторов выше-

[1] Слоенка — геологическое тело, образованное чередующимися маломощными слоями из разнородного материала, в нашем случае — мха, песка и торфа. В озерах на низинах надпойменных террас в Субарктике, и особенно в северной тайге, часто образуются толщи мхов, отмирающих при вмерзании в лед зимой. В половодье, когда вода в реках нередко поднимается на несколько метров, озера на надпойменных террасах оказываются в сфере текучей воды и заполняются аллювием. Формируются так называемые слоенки, в которых слои мхов чередуются со слоями песка или ила.

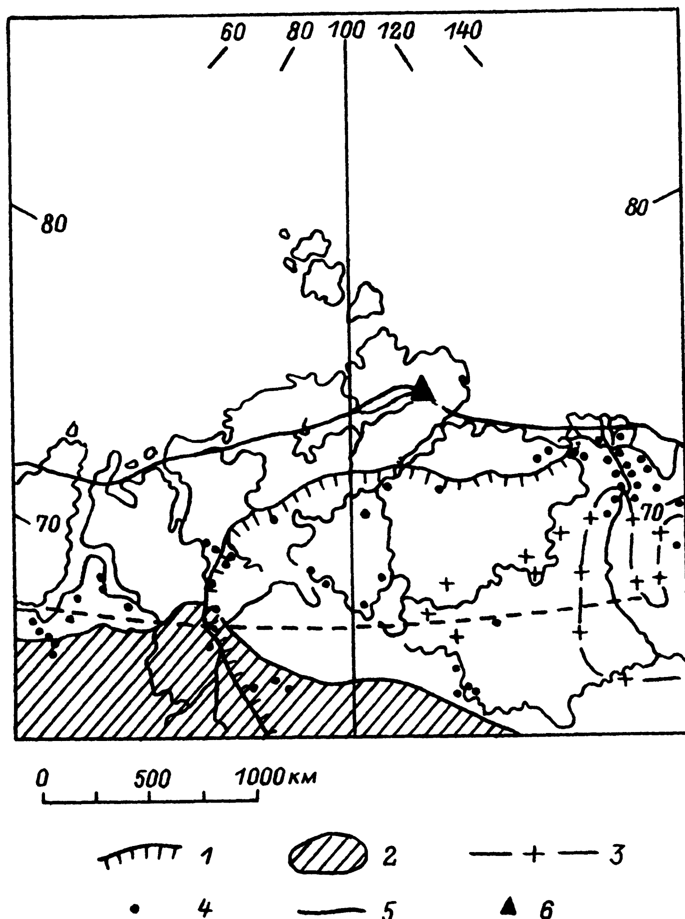


Рис. 1. Местоположение района исследований.

Северные границы распространения: *1* — *Larix gmelinii*, *2* — *Pinus sibirica*, *3* — *P. pumila*, *4* — *Alnus fruticosa*, *5* — *Betula nana* subsp. *exilis*, *6* — район ископаемого торфяника и датированных древесин.

названной монографии, южнее реки[2] рельеф сформирован напорно-насыпными краевыми образованиями (следует заметить, что экстраполяция по аэрофотоснимкам не всегда надежна в случаях сложно сформированного рельефа). Увалы слагают преимущественно ледниковые отложения валунных суглинков, о чем свидетельствуют эрратические валуны как на поверхности, так и в толще увалов. В строении увалов принимают участие и морские отложения, нередко имеющие облик останцовых холмов на их склонах. Они образованы галькой и находятся значительно выше, чем надпойменная терраса, что свидетельствует о поднятии территории после предшествующей трансгрессии.

На р. Нюрай-тари (левый приток р. Бикада-Нгуома) в 6 км выше ее устья Л. Д. Сулержицкий обнаружил плавник лиственницы в морских отложениях,

---

[2] В пределах равнины река течет в широтном направлении. Ее географическое положение таково, что исключается занос вымытых древесин и других органических остатков из более южных районов. Но такой занос возможен с гор Бырранга, конкретно — из межгорных впадин, в которых в разное время формировались локальные физико-географические условия, существенно отличные от общего фона. Водные и воздушные потоки со стороны гор Бырранга участвовали и в формировании спорово-пыльцевых комплексов слоев разных периодов голоцена.

венчающих террасу с отметкой 80 м над ур. м., на глубине 3 м от поверхности грунта. По этому плавнику получена запредельная дата — 52 700 лет (ГИН-2706). В промоине террасы вышеназванной речки на глубине 4 м им был найден ископаемый плавник, по которому получены даты 4790 ± 100 и 4650 ± 200 лет (ГИН-2708, 2709). Хотя интерпретация запредельных дат не всегда правомерна, в данном случае можно полагать, что полученная дата указывает на каргинский период, в первой половине которого на Таймыре установилось потепление в условиях глубокой трансгрессии (Антропоген..., 1982). Новые данные свидетельствуют о значительно более глубоком проникновении вод каргинской трансгрессии на Таймыре, чем это было установлено ранее. Для нас, однако, важнее то обстоятельство, что отложения каргинского времени и атлантического периода голоцена могут находиться практически на одном уровне. Следовательно, один только геоморфологический анализ местности (без датирования слоев) способен привести к ошибочным заключениям. При проведении полевых работ попытка оценить возраст ископаемого торфяника (речь о нем пойдет далее) по анализу рельефа и слоев, вмещающих торфяник, привела к заключению о каргинском возрасте обнаруженного торфяника. Каково же было удивление, когда возраст торфяника, определенный по ^{14}C, оказался позднеголоценовым, т. е. ошибка составила интервал порядка 30 тыс. лет. Такого рода ошибки возможны в случаях, когда суждение о возрасте тех или иных толщ проводится только на основании геоморфологического анализа. При этом, конечно, делается палеогеографическая интерпретация, в частности дается представление об истории растительного покрова, которое оказывается ложным.

Суглинистая толща прослеживается на большей части бассейна р. Бикада-Нгуома. Однако на территории от 18-го км выше устья р. Бикада-Нгуома до 5-го км выше места слияния рек Малахай-тари и Нюнькараку-тари по обеим рекам в межувальном понижении распространена песчаная толща. Она уходит ниже базиса эрозии. Местами песчаная толща включает в себя участки суглинков, выходящих к реке в виде террасы высотой до 20 м. Из льдистых суглинков этой террасы с глубины 4.0—4.5 м по ископаемой древесине лиственницы получена дата 30 500 ± 500 лет (ГИН-2698), что соответствует позднему этапу каргинского времени и свидетельствует о существовании более теплого климата. В 50 м от того места, где был взят вышеназванный датированный образец ископаемой древесины лиственницы, прослеживается песчано-торфянистая слоенка. Серия близких по возрасту радиоуглеродных дат (табл. 1), полученных по взятым из слоенки образцам, свидетельствует о древнеголоценовом (в понимании Neustadt, 1982) возрасте вскрывающихся здесь отложений: возраст образца с глубины 1.5 м 12 850 ± 250 лет (ГИН-2693), с 70 см выше — 12 150 ± 80 лет (ГИН-2694), еще с 30 см выше — 11 590 ± 160 лет (ГИН-2695). Здесь найдены и древесные стволики. В результате подтверждается представление M. Neustadt (1982) о смещении временно́й границы голоцена до 12 тыс. лет назад, так как уже в это время на Таймыре проявилось потепление, обусловившее формирование торфов и проникновение далеко на север древесных форм. В том же месте, где терраса снижается до 10 м, на глубине около 3 м от поверхности обнаружены ветви ив до 6—7 см в диам. По ним получена дата 6680 ± 180 лет (ГИН-2699). Ивы со стволами и ветвями такого диаметра в настоящее время в этом районе не встречаются, хотя есть выше по реке, в предгорьях Бырранга (Кожевников, Рапота, 1981). Ископаемый плавник стволов ив до 8 см в диам. обнаружен по берегам разных рек, берущих начало в горах Бырранга, в том числе таких, которые находятся в высокоарктических тундрах, где даже мелкие кустарники ив — большая редкость. Этот плавник вымывается из надпойменных террас при их разрушении и переносится рекой вниз. Сохранность плавника такова, что он может быть использован в качестве топлива. Примечательно, однако, что не встречается плавник лиственницы. Это обстоятельство вызывает сомнение в произрастании лиственницы в горах Бырранга в атлантический период голоцена,

ТАБЛИЦА 1

Радиоуглеродные даты из района низовий р. Бикада-Нгуома, юго-восточный Таймыр

^{14}C дата, лет назад	Стандартное отклонение	Анализируемый материал	Глубина от поверхности, м	Лабораторный номер
52700	—	Плавник	3.0	ГИН-2706
30500	±500	Ископаемая древесина	4.0—4.5	ГИН-2698
12850	±250	Торф	1.5	ГИН-2693
12150	±80	»	0.80	ГИН-2694
11590	±300	»	0.50	ГИН-2696
9620	±100	»	4.00	ГИН-2712
9230	±300	»	4.00	ГИН-2696
8950	±60	»	4.00	ГИН-2723
8940	±60	Детрит	3.70	ГИН-2713
8770	±80	Плавник		ГИН-2679_1
8510	±70	»		ГИН-2679_2
8340	±110	»		ГИН-2679_3
8380	±100	»		ГИН-2678
6740	±700	Мох	7.00	ГИН-2682
6680	±180	Ветвь ивы	3.00	ГИН-2699
5460	±120	Плавник		ГИН-2780_3
5300	±80	»		ГИН-2704
5200	±200	»		ГИН-2780_5
5070	±170	Моховая слоенка	2.00	ГИН
5050	±160	Торф	1.00	ГИН-2708
4790	±100	Плавник	4.0	ГИН-2707
4730	±150	»		ГИН-2780_{1A}
4650	±200	»	0.90	ГИН-2709
4600	±80	»		ГИН-2780_1
4470	±80	»		ГИН-2780_2
4240	±80	»		ГИН-2702
4190	±80	»		ГИН-2722
3420	±50	Ветка ивы	3.50	ГИН-2688
3100	±80	Мох	3.00	ГИН-3100
2560	±150	»	3.00	ГИН-2700
2160	±100	Торф	1.60	ЛУ-2330
1980	±60	»	1.60	ГИН-2714
1130	±110	Мох	1.60	ГИН-2692

хотя имеются сведения о том, что тогда даже на п-ове Челюскин существовала лесотундра (Сиско, 1970).

В район распространения песков вдоль р. Бикада-Нгуома входит изгиб русла реки почти под прямым углом (рис. 2). С севера в нескольких километрах от реки он ограничен увалом высотой около 100 м. Под увалом существует цепь старичных озер, свидетельствующая о прежнем русле реки. Уровень днища древнего русла расположен выше современного на 1.0—1.5 м. Между ним и современным руслом расположена терраса, высший уровень которой находится у современного русла, а к древнему идет ее постепенный уклон (рис. 2). На террасе имеются термокарстовые озера, положение и характер которых не свидетельствуют об их старичном происхождении. Следовательно, надо полагать, что современное русло образовалось на древней протоке, впадавшей в р. Халидье-тари, низовье которой было перехвачено р. Бикада-Нгуома, после того как древнее ее русло было забито наносами.

Прижим воды в новом русле происходил и до сих пор происходит к правому берегу. В связи с этим правый берег, подмываемый рекой, крутой и обрывистый, а левый пологий. В результате постоянного разрушения террасы рекой край ее правого берега постепенно отступает к северу. Это и привело к вскрытию торфяника, погребенного в толще террасы, и частичному разрушению террасы. На берегу реки уже лежат крупные блоки отвалившегося торфа. Торфяник залегает в 140 см от

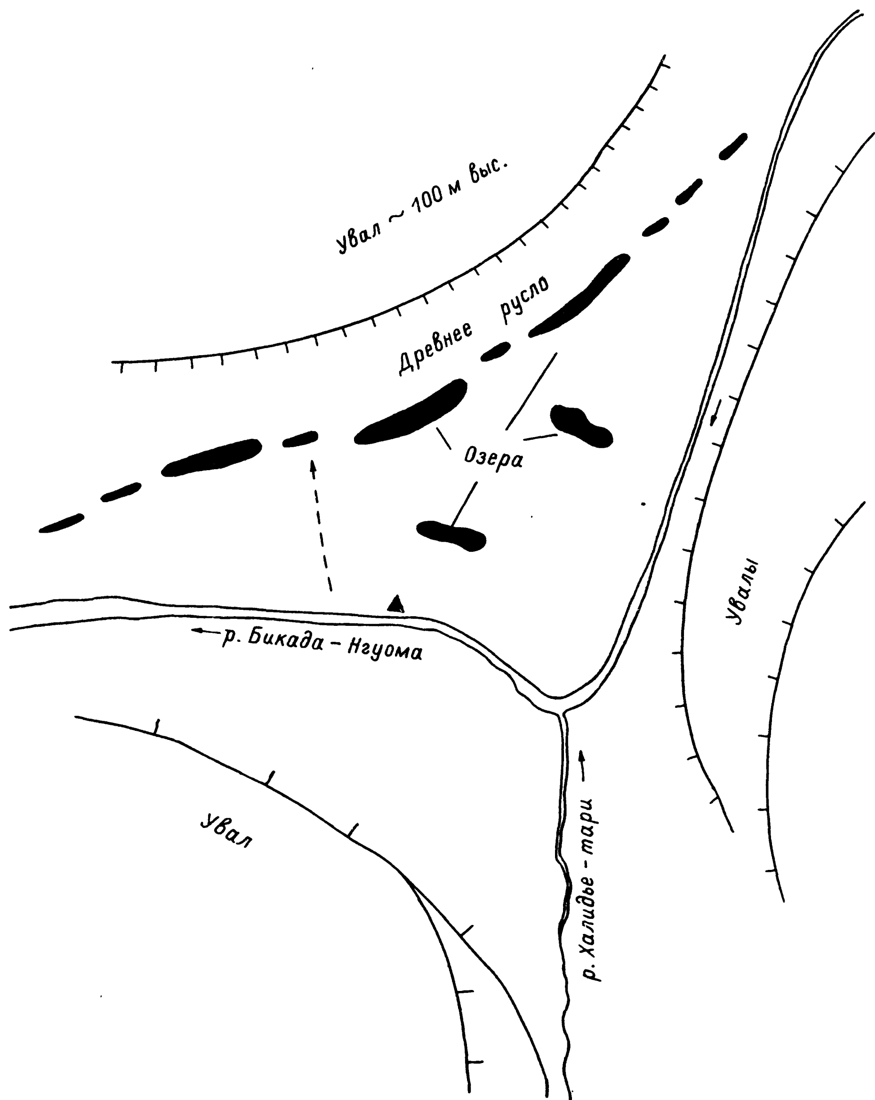


Рис. 2. Схема района исследования.

Треугольником обозначено местонахождение ископаемого торфяника, штриховой стрелкой — уклон террасы.

поверхности террасы. Мощность его 0.8—1.0 м. Он перекрыт песчаными отложениями с обилием корней растений; на глубине 1.0 м от поверхности прослеживается слой оторфованного песка, по-видимому, наносного. Сам торфяник в виде линзы также вложен в песчаные отложения, внешне не отличающиеся от перекрывающих его. В нижней его части много тонких обугленных веточек, что является свидетельством анаэробных условий их захоронения.

Пески в данном районе образуют множество фаций и характеризуются флористическим своеобразием. Только на них обнаружены следующие виды: *Rumex graminifolius, Pedicularis villosa, Cerastium arvense, Bromopsis pumpelliana* subsp. *arctica, Dianthus alpinus* subsp. *repens, Salix nummularia, Erigeron komarovii, Koeleria asiatica, Tanacetum bipinnatum, Draba borealis, Astragalus norvegicus,*

Kobresia sibirica, Oxytropis adamsiana, Thymus serpyllum, Dendranthema mongolicum, Potentilla arenosa, Tripleurospermum phaeocephalum. Имеются участки сырых и сухих песков, причем последние перевеваются, создавая характерный микродюнный рельеф. Местами пески хорошо гумусированы и закреплены. На поверхности надпойменной террасы, сложенной песками, на сухих участках существуют весьма характерные дриадово-ивковые и ивково-моховые пятна растительности, богатые разнотравьем. Здесь отмечены, помимо названных, *Salix reptans, Kobresia myosuroides, Astragalus alpinus* subsp. *arcticus, A. umbellatus, Armeria maritima, Pedicularis oederi, P. capitata, P. amoëna, Papaver pulvinatum, Carex maritima, Polemonium boreale, Oxytropis nigrescens, Alyssum obovatum, Saxifraga flagellaris* subsp. *setigera* и др. Некоторые виды специфичны для песков в разных районах Арктики, однако отдельные из них, будучи приуроченными к пескам в данном районе, характеризуются огромной дизъюнкцией ареала. Отрыв таких видов, как *Oxytropis adamsiana, Thymus serpyllum, Kobresia sibirica* и др., от области их непрерывного распространения в более южных районах достигает сотен километров. Эти дизъюнкции коррелируют с местонахождениями *Salix alaxensis* и *Alnus fruticosa* в бассейне р. Малахай-тари, также оторванными от области сплошного распространения на 500 км. Понятно, что такие дизъюнкции свидетельствуют о том, что распространение соответствующих видов происходило в ином климате по сравнению с современным. Он был более теплым, и многие виды продвинулись на север. Когда же климат стал более суровым, относительно южные виды исчезали на огромных пространствах, но сохранились кое-где благодаря микроклимату, создаваемому либо рельефом, либо субстратом.

На песках Арктики довольно часто обнаруживаются виды, генетически более южные, которые сохранились в слишком суровом для них климате благодаря физическим свойствам самих песков. Установление происхождения и возраста песчаных толщ способствует выяснению вопроса об их флористической специфике, особенно когда таковая сопряжена с большими дизъюнкциями ареалов.

В предгорной части равнины к югу от гор Бырранга террасы образованы промытыми моренными валунниками. Талые воды во время стаивания льдов в горах заполняли все понижения между увалами на равнине, но основной сток шел вдоль древнего русла при меньшем его врезе. Толща песков поэтому аккумулировалась больше в районе современного русла, тем более что здесь и прежде были довольно крутой поворот водотока между увалами и подпор воды сверху боковым током (вдоль современной р. Халидье-тари). Во время спада воды в конце стаивания льдов образовались древнее русло и боковая протока на месте современного русла. О сложном процессе размыва поверхности и образования отложений свидетельствует ряд ^{14}C дат, полученных Л. Д. Сулержицким. Ниже района песков, на суглинистой толще, произошел самоспуск большого озера, в результате чего образовалась глубокая промоина. На глубине 4 м в стенке этой промоины обнаружен прослой торфа с веточками до 10 мм в диам. Этот прослой имеет возраст 9620 ± 100 лет (ГИН-2712). Для образца торфоподобного детрита, взятого в 30 см выше, определен возраст 8940 ± 60 лет (ГИН-2713). Сходный возраст определен и у плавника из низовий р. Бикада-Нгуома: 8770 ± 80, 8510 ± 70, 8340 ± 110 лет (ГИН-2679), 8380 ± 100 лет (ГИН-2678). Плавник, найденный выше устья р. Халидье-тари, оказался значительно моложе; по нему получены следующие возрастные характеристики: 5200 ± 200, 5460 ± 120, 4730 ± 150, 4600 ± 80, 4470 ± 80 лет (ГИН-2780).

Приблизительно в 18 км от устья р. Бикада-Нгуома из террасы около 10 м высотой (на правом берегу), включающей в себя песчано-моховую слоенку, определен возраст мха с глубины 7 м от поверхности — 6740 ± 700 лет (ГИН-2682) и с глубины 2 м — 5070 ± 170 лет (ГИН-2686). В этом же районе из середины обнажения датирована веточка ивы — 3420 ± 50 лет (ГИН-2688). В моховой слоенке тут же на высоте 3 м от уреза воды получена дата 3100 ± 80 лет

ТАБЛИЦА 2

Результаты палинологического анализа ископаемого торфяника

Растения	Над чертой — номера исследованных проб (рис. 3), под чертой — количество проанализированных препаратов											
	16/1	17/1	18/1	19/2	20/1	22/2	23/1	24/2	25/1	26/1	27/1	27a/1
	Число пыльцевых зерен, спор											
Abies sp.											1	
Pinus sibirica	1	1	1									
P. pumila	3		1			4						
Pinus sp.			1	1								
Betula exilis	4			1		5	1	1			2	
Betula sp. (sect. *Nanae*)			1	1							1	
Betula sp. (sect. *Betula*)											1	
Alnus fruticosa			3	7		7		3	1	3	1	
Alnus sp.											1	
Salix sp.						1					1	
Poaceae	3		3	5		4	5	23				
Carex sp.											1	
Cyperaceae	17	4	8	9		28	9	2	1	2	4	
Polygonum ellipticum							1			2		
Chenopodiaceae				1								
Minuartia sp.				1			1				1	
Caryophyllaceae						1	3					
Saxifraga sp.	2			1					1			
Dryas sp.												1
Ericaceae	1			3			1	1	1	1		
Valeriana capitata				1					1			
Artemisia sp.	6			1		2		1				
Saussurea sp.	1								1			
Asteraceae	1											
Sphagnum sp.		7		1				8	1		2	
Bryales sp. 1	30	8	16	58	20	7	24	10	50	100	17	3
Bryales sp. 2	12	5	2	37		25	61	13	24	23	16	1
Bryales sp. 3		5								3	2	
Bryales sp. 4								1	1	4		
Lycopodium inundatum											1	
Lycopodium sp.											1	

Hyperzia selago								1				
Equisetum sp.	5					2		1			2	
Всего	86	30	36	128	20	86	106	65	82	138	55	5
В том числе, абс./%:												
деревьев	1/1.1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	2/3.6	—
кустарников+ +кустарничков	7/8.1	4	7	10/7.9	—	17/19.8	1/0.9	4/6.3	1/1.2	3/2.2	8/14.5	—
трав+мелких кустарничков	31/36.0	4	10	22/17.2	—	35/40.7	20/18.9	27/42.2	5/6.1	5/3.6	5/9.1	1
споровых	47/54.8	22	18	96/74.9	20	34/39.5	85/80.2	34/51.5	76/92.7	130/94.2	40/72.8	4
Общее число учтенных форм	148	94	217	219	117	187	125	107	112	190	196	73
В том числе, абс./%:												
голоценового возраста	86/59.0	30/35.0	36/16.6	128/59.2	20/17.0	86/46.0	106/84.3	64/60.0	82/72.0	138/72.6	55/28.0	5/6.8
переотложенных форм	62/41.0	64/65.0	181/83.4	91/40.8	97/83.0	101/54.0	19/15.7	43/40.0	30/28.0	52/27.4	141/72.0	68/93.2

(ГИН-2689), а из верхней части всей моховой линзы — 1330 ± 110 лет (ГИН-2692). Эти даты свидетельствуют о том, что потепление в данном районе существовало и в пребореальное время. Оно непрерывно длилось до субатлантического времени с захватом значительной его части. Еще немного выше, в 20 км от устья реки, в том месте, где она вскрыла ископаемый торфяник, Ю. П. Кожевников отобрал из всей 2.5-метровой толщи отложений пробы на палинологический, ботанический и радиоуглеродный анализы.

Время формирования ископаемого торфяника приходится на поздний голоцен. Об этом свидетельствует ^{14}C дата 2160 ± 100 лет (ЛУ-2330), полученная по пробе торфа (*24*), взятой с глубины 1.6 м от поверхности террасы. Такая дата озадачивает, если с нею связывать и происхождение песчаной толщи, которыя образовалась благодаря размыву предгорных морен и переносу более мелких песчаных частиц дальше от гор. Естественно, что подобный размыв могла произвести только огромная масса воды при таянии сартанских льдов, которое происходило значительно раньше времени формирования торфяника. Основываясь на имеющихся датировках древесин, можно думать, что интенсивное таяние льдов началось еще в древнем голоцене. Следовательно, с этого времени происходили размыв предгорных моренных толщ и вынос из них песка. С древнего голоцена происходило и продвижение в глубь Таймыра южных (в общем смысле) видов. Максимум их появления, вероятно, следует связывать с атлантическим временем, наиболее теплым за весь голоцен.

В это время песчаная толща на р. Бикада-Нгуома уже сформировалась. Захороненный торфяник образовался, скорее всего, в термокарстовой впадине надпойменной террасы, аналогичной тем, которые существуют на ней и теперь. Его формирование происходило при более теплом климате, чем сейчас. Об этом свидетельствует и само явление термокарста. Как уже отмечалось, при паводках торф на надпойменных террасах заносится аллювием и образуются слоенки. При увеличении вреза русла этот процесс может прекратиться. Однако, прежде чем русло реки углубилось в связи с его перехватом, изученный торфяник был захоронен метровой толщей песка. Это означает, что сравнительно недавно (менее 2000 лет назад) в исследуемом районе происходил мощный сброс вод с гор Бырранга. Происхождение этих вод остается непонятным. Огромное количество воды могло образоваться при резком таянии сохраняющихся ледников, однако для данного времени нет указаний на потепление климата, а наоборот, приводятся многочисленные данные о похолодании. Гляциологи полагают, что именно тогда (около 2000 лет назад) происходило формирование современных ледников в горах Бырранга, а также на островах Северной Земли и на Новосибирских островах. Таким образом, остается сделать вывод, что на Таймыре менее 2000 лет назад существенно увеличилось количество осадков, что, с одной стороны, привело к мощным паводкам в летнее время, а с другой — к росту ледников в зимнее время.

Увеличение осадков за последние тысячелетия хорошо фиксируется в растительном покрове не только Таймыра, но и всего европейского севера и Западной Сибири, причем не только в Арктике и Субарктике, но и в таежной зоне. Повсеместно обнаруживаются признаки усиления заболачивания, приобретшего особый размах в последние 2000 лет. Отсюда становится достаточно очевидной причина увеличения осадков — усилившийся атлантический перенос воздушных масс.

Воздействие огромного количества воды обусловило промывание захороненного торфяника, о чем свидетельствует значительное содержание мезозойской пыльцы; этим же объясняется и сравнительная бедность и количественного, и качественного содержания голоценовых пыльцы и спор (табл. 2; рис. 3).

О происходившем во время формирования торфяника похолодании (относительно атлантического времени) свидетельствуют следующие результаты его изучения. Ботанический анализ торфов (рис. 3, пробы *23*, *25*, *26*), выпол-

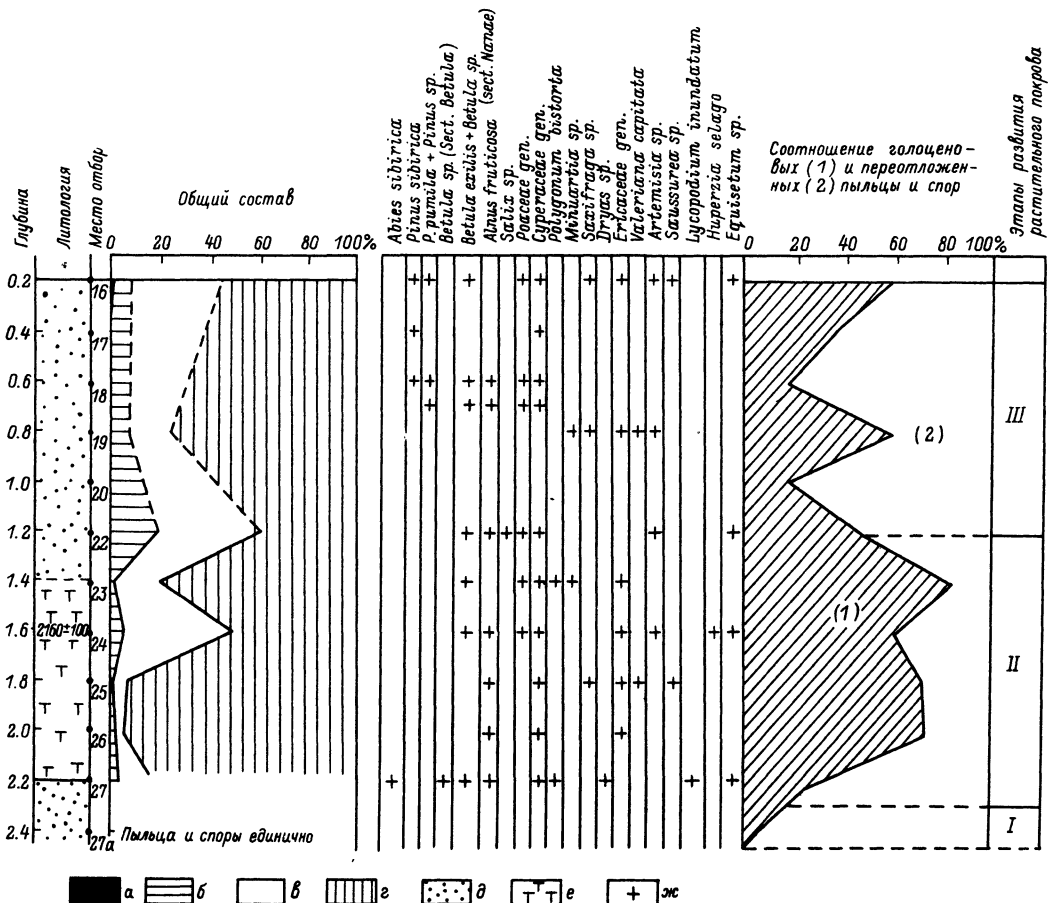


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма позднеголоценовых отложений 2.5-метровой террасы р. Бикада-Нгуома.

а — пыльца деревьев, *б* — пыльца кустарников и кустарничков, *в* — пыльца трав и мелких кустарничков, *г* — споры, *д* — песок, *е* — торф, *ж* — таксон присутствует в количестве менее 1%.

ненный М. С. Боч, показал, что торфяная линза сложена типичными торфами, аналогичными торфам, отлагающимся в полигонах современных тундровых болот или в однородных осоково-гипновых болотах. Торф ископаемой линзы на 70% состоит из осоки *Carex aquatilis* subsp. *stans*, 30% приходится на остатки видов, относящихся к родам *Calliergon*, *Drepanocladus*, *Scorpidium*, что свидетельствует, таким образом, о весьма сходных с современными условиях накопления отложений в мелких озерах-болотах, зарастающих осокой водяной, но при несколько более теплом климате, чем теперь. Об этом же свидетельствует и обилие остатков веток в нижней части торфяника. Их обугленность объясняется быстрым развитием мхов, что приводило к отмиранию кустарников в связи с прекращением доступа воздуха под моховой слой. Это можно видеть в районах современной Субарктики.

Палинологический анализ отложений, формирующих 2.5-метровую террасу р. Бикада-Нгуома, выполненный В. В. Украинцевой, свидетельствует о том, что толщи этих отложений достаточно хорошо насыщены пыльцой и спорами растений. В составе спектров песчаных толщ — подстилающей и перекрывающей торфяник — доминируют пыльца и споры, переотложенные из толщ мезозойского

возраста (табл. 2; рис. 3). Причем в спектрах подстилающей толщи участие переотложенных форм очень высоко: на их долю приходится 72.0—93.2% всего состава спектров. Резонно связывать эту часть толщи с древним голоценом, когда сартанские льды в горах Бырранга интенсивно таяли. Спектры с преобладанием переотложенных пыльцы и спор как раз свидетельствуют о сильном размыве грунтов. В спектрах песчаной толщи, перекрывающей торфяник, переотложенные формы составляют (40.8) 54.0—83.4%. В составе спектров самого торфяника содержание переотложенных форм снизилось до минимума и составляет (40.0) 17.4—15.7%, хотя полностью привнос их не прекращался. Следовательно, спектры торфяника формировались в основном за счет пыльцы и спор растений, произраставших здесь же и захороненных in situ. На их долю приходится (60) 72.0—84.3% всех учтенных при анализе форм (табл. 2; рис. 3). В общем составе спектров, синхронных времени формирования торфяной толщи, господствуют споры мхов (51.5—92.4%); на долю пыльцы трав и мелких кустарничков (*Dryas, Cassiope, Ericaceae*) приходится (3.6) 6.1—42.2%; пыльца кустарников и кустарничков составляет (0.9) 2.2—6.3%; пыльца древесных пород представлена единичными, по-видимому, заносными зернами. В группе споровых растений преобладают споры не менее 4 видов гипновых (*Bryales* sp. 1—4) мхов; единичными спорами представлены сфагны, плауны, плаунок (*Huperzia selago*), хвощи. В группе трав и мелких кустарничков доминирует пыльца осок и злаков, а разнотравье и вересковые представлены единичными зернами. В группу пыльцы кустарников и кустарничков входят единичные зерна березки *Betula nana* s. str. и ольховника *Alnus fruticosa*, ивы *Salix* sp., кедрового стланика *Pinus pumila*, несомненно, дальнезаносного характера (табл. 2).

Состав вышеохарактеризованных спектров, синхронных времени формирования торфяной линзы, а также результаты ботанического анализа торфов, ее слагающих, свидетельствуют о том, что в период роста торфяника на исследованной территории процессы денудации более или менее стабилизировались и сформировался достаточно устойчивый растительный покров вполне современного типа. На низкой террасе и в пойме реки получили распространение осоково-гипновые однородные или полигональные болота. Не исключено, что на бровках полигонов и в их понижениях встречались отдельные кусты ольховника, аналогично тому как это теперь наблюдается в низовье р. Большая Лесная Рассоха, бассейн р. Новая (Украинцева, Кожевников, 1983).[3] На более повышенных участках рельефа получили распространение кустарничково-моховые тундры с участием вересковых.

Анализ охарактеризованного выше состава спектров, процентных соотношений и хода кривых пыльцы и спор как основных жизненных форм растений, участвовавших в сложении растительного покрова, так и переотложенных форм (табл. 2; рис. 3) позволил выявить на исследованной территории три основных этапа в истории развития растительного покрова и окружающей среды региона в целом.

I этап синхронен времени формирования нижней толщи песков в интервале глубин 2.4—2.2 м (рис. 3). В этот период растительный покров был исключительно разрежен, что способствовало очень активным процессам денудации песчаных толщ, слагающих террасы. Как уже отмечалось, этот этап увязывается с временем интенсивного таяния сартанских льдов и размывом предгорных морен, что и привело к формированию данной песчаной толщи.

II этап синхронен времени формирования торфяной линзы в интервале глубин 2.2—1.4 м (рис. 3). В этот период процессы эрозии и денудации более или менее стабилизировались; активизировались болотообразовательные процессы: образо-

---

[3] Северная граница практически сплошного ареала ольховника находится в 500 км южнее района наших исследований. Приблизительно в 80 км северо-северо-восточнее, в устье р. Русская (горы Бырранга), встречен один клон ольховника, без сережек, 40—50 см выс., с побегами до 1 м дл., занимающий площадь 10—12 м^2 и окруженный плотным бордюром из березки *Betula nana* s. str.

вание торфяной залежи замедлилось около 2000 лет назад, свидетельством чего является ^{14}C дата 2160 ± 100 лет, полученная по пробе торфа, отобранной с глубины 1.6 м.

III этап синхронен времени формирования достаточно мощной песчаной толщи в интервале глубин 1.4—0.2 м, перекрывающей торфяную толщу (рис. 3). Этот этап, судя по составу спорово-пыльцевых спектров, характеризуется редукцией растительного покрова и увеличением роли процессов денудации, что показывает соотношение пыльцы и спор растений, произраставших в данном районе, и пыльцы, и спор, переотложенных из более древних мезозойских толщ в предгорьях и горах Бырранга (рис. 3). Этот этап связывается с мощным сбросом вод с гор Бырранга.

Выводы

1. В высокоширотных районах Арктики ископаемые древесины (части стволов, корней, ветви деревьев, кустарников и кустарничков), ископаемые торфяники и песчано-моховые слоенки — это источник ценнейшей палеобиогеографической информации. Более или менее мощные ископаемые торфяники уже сами по себе являются свидетельством более благоприятных, чем теперь, климатических условий.

2. Вложенные торфяники и слоенки, по-видимому, в большинстве случаев не являются одновозрастными со вмещающими их толщами, поэтому информативность тех и других несопоставима. Возраст органических включений, определенный методом радиоуглеродного анализа, должен соотноситься только с самими включениями, будь то торфяники или останки ископаемых животных. Он не должен автоматически переноситься на вмещающие отложения.

3. Большая серия радиоуглеродных дат (33), полученных в этом районе по ископаемым фрагментам древесин, торфам и песчано-моховым слоенкам (табл. 1), показывает, что в районе наших исследований достаточно широко развиты отложения древне-, ранне-, средне- и позднеголоценового возраста. При этом более широко здесь представлены отложения среднего голоцена, формировавшиеся в атлантический и суббореальный периоды. Самые высокие террасы рек Бикада-Нгуома и Халидье-тари образованы отложениями позднезырянского возраста. Отложения каргинского времени представлены, вероятно, фрагментарно (^{14}C дата 30 500 ± 500 лет) либо перекрыты более молодыми отложениями и в естественных обнажениях не прослеживаются.

4. В 20 км выше своего впадения в оз. Таймыр р. Бикада-Нгуома вскрыла средне- и верхнеголоценовые отложения. Формирование торфяной залежи здесь началось, вероятно, в среднем голоцене, а завершилось несколько позже чем 2160 ± 100 лет назад. В исследуемом районе и на сопредельных с ним территориях тогда господствовали открытые ландшафты — различного типа тундры, гипново-осоковые и тетрагональные болота.

5. Присутствие переотложенных пыльцы и спор в торфянике (от 16 до 40%) является свидетельством палеогеографического процесса, чрезвычайно важного для исторической интерпретации, именно того, что образовавшийся торфяник часто в большей или меньшей степени был залит или подтоплен водами реки, а приносимые этими водами пыльца и споры растений накапливались в торфяной залежи в бóльших или меньших количествах (рис. 3). Естественно, что в то же время какая-то часть пыльцы и спор местных растений вымывалась из торфа.

6. Геоморфологическое положение изученного разреза, его стратиграфия и результаты палинологического анализа всей этой толщи, включая толщу песков, перекрывающих торфяник, свидетельствуют о том, что в этом районе в позднем голоцене происходил достаточно мощный сброс вод с гор Бырранга. Принесенные этими водами песчаные наносы захоронили торфяник. Не исключено, что этот сброс совпал по времени с потеплением климата, произошедшим около 1500 лет

до н. э., которое оценивается как незначительное (Кинд, 1976), однако в горных районах оно локально проявлялось, вероятно, более интенсивно. Скорее всего, происходило увеличение количества осадков в результате усилившегося в то время атлантического переноса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Очерк флоры и растительности о. Большого Ляховского // Новосибирские острова. Л.: Морской транспорт, 1963. С. 6—36. — *Антропоген* Таймыра. М.: Наука, 1982. 181 с. — *Бердовская Г. Н., Гей Н. А., Макеев В. М.* Палеогеография северо-восточного Таймыра в четвертичное время (по палинологическим данным) // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.: Гидрометеоиздат, 1970. С. 440—446. — *Егоров А. Н., Хомутова В. И.* Изменение природных условий оз. Таймыр по данным комплексного анализа колонок донных отложений // География озер Таймыра. Л.: Наука, 1985. С. 131—137. — *Жандринская Н. Г.* Почвы и растительность // Таймыро-Североземельская область. Л.: Гидрометеоиздат, 1970. С. 265—300. — *Кинд Н. В.* Палеоклиматы и природная среда голоцена // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука, 1976. С. 3—22. — *Кожевников Ю. П.* Сосудистые растения бассейна р. Малахай-тари (юго-восток гор Бырранга) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1362—1371. — *Кожевников Ю. П.* Геосистемное распределение растений и птиц. Ч. 2. Деп. ВИНИТИ АН СССР. М., 1984. № 4593-84. 254 с. — *Кожевников Ю. П., Рапота В. В.* Ботанико-экологические наблюдения в восточной части гор Бырранга и на смежной увалистой равнине (Таймыр) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 7. С. 1206—1215. — *Рапота В. В., Кожевников Ю. П.* К флоре юго-восточной части гор Бырранга, Таймыр // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 4. С. 549—555. — *Сиско Р. К.* Геологическое строение и палеогеография // Таймыро-Североземельская область. Л.: Гидрометеоиздат, 1970. С. 95—139. — *Толмачев А. И.* Флора центральной части восточного Таймыра. 1—3 // Тр. Полярной комиссии АН СССР. Л.: Изд-во Главсевморпути, 1932—1935. Вып. 8. С. 1—76. — *Украинцева В. В., Кожевников Ю. П.* Растительный покров района находки таймырского мамонта (юго-восточный Таймыр, р. Большая Лесная Рассоха) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 7. С. 987—992. — *Щелкунова Р. П.* Сосудистые растения в районе выпуска овцебыков (восточные окрестности озера Таймыр) // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1976. № 10. С. 80—83. — *Neustadt M. I.* On the problems of terminology and subdivision of the Holocene, especially in USSR // Striae. 1982. Vol. 16. P. 91—94.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
РАН
Санкт-Петербург
Санкт-Петербургский университет
Геологический институт РАН

Получено 24 IV 1991

УДК 582.572.4 : 581.446.2

М. Я. Асатрян

НИЗОВЫЕ ЧЕШУИ В ЛУКОВИЦАХ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *AMARYLLIDACEAE*

M. Ya. ASATRYAN. THE LOWER SCALES IN BULBS OF SOME MEMBERS OF THE *AMARYLLIDACEAE*

Приведена характеристика низовых чешуй в луковицах некоторых южноафриканских представителей амариллисовых.

Для большинства представителей амариллисовых характерны луковицы, формирующиеся главным образом замкнутыми основаниями ассимилирующих листьев и лишь несколькими незамкнутыми чешуями.

В итоге многолетних наблюдений и морфологического анализа выявлено, что строение луковицы цветущего растения четко различается у разных родов в

основном по числу ассимилирующих листьев в листовой серии и по незамкнутым чешуям. До перехода к цветению луковицы по строению не отличаются друг от друга и состоят лишь из оснований замкнутых влагалищ (чешуй) ассимилирующих листьев. В это время в луковице происходит увеличение количества и размера чешуй, т. е. накопление питательных веществ. С момента образования цветочной почки в луковице формируются вегетативные и репродуктивные органы. Одновременно с зачатком соцветия закладывается незамкнутая чешуя, и на этой стадии луковицы уже четко различаются. У всех амариллисовых отмечена закономерность: если не закладывается соцветие, то и не образуется чешуя с незамкнутым основанием.

В настоящей работе дана характеристика низовых чешуй изученных представителей сем. *Amaryllidaceae* с целью использования этого признака при диагностике видов.

Материал и методика

Исследования проводились на живых растениях, взятых из коллекционной оранжереи Ереванского ботанического сада Института ботаники АН Армении. Исследовано строение луковиц 11 видов южноафриканских представителей сем. *Amaryllidaceae*: *Clivia miniata* Regel, *Crinum moorei* Hook., *Cyrtanthus macowani* Baker, *C. ochroleucus* Burch et Steud., *C. parviflorus* Baker, *Haemanthus albiflos* Jacq., *Nerine bowdenii* W. Wats., *N. curvifolia* Herb., *N. sarniensis* Herb., *N. undulata* Herb., *Vallota purpurea* Herb. Все изученные виды — многолетние растения с туникатными луковицами.

Сравнительный морфологический анализ проведен методом препарирования средневозрастных (более 4 лет) луковиц.

В работе приведены усредненные размеры чешуй (из наружной листовой серии).

Результаты и их обсуждение

Как уже было отмечено, в луковице зрелого растения, как правило, одновременно с зачатком соцветия закладываются и незамкнутые чешуи. У изученных нами видов такие чешуи бывают как с зеленой пластинкой (фертильный лист), так и без зеленой пластинки (низовая чешуя).

Фертильный лист (Серебряков, 1952; Капинос, 1965) расположен всегда сразу за чешуей с замкнутым основанием (рис. 1, *А, Б*). За исключением незамкнутого основания, которое лишь наполовину охватывает почку возобновления, такой специализированный лист имеет те же строение и функции, что и ассимилирующий. Фертильный лист закладывается у всех изученных нами видов, кроме *Crinum moorei* и *Haemanthus albiflos*. У видов родов *Clivia* и *Nerine* в пазухе такого листа и развивается соцветие (рис. 1, *А*).

Низовые чешуи у изученных нами видов амариллисовых различаются по форме, размеру, продолжительности жизни, по количеству и месторасположению в луковице. Далее впервые приводится характеристика низовых чешуй.

Коническая чешуя (рис. 2, *1*) характерна для видов родов *Crinum*, *Cyrtanthus*, *Nerine* и *Haemanthus*, имеет 2.5—8 см дл., до 4 см шир., по форме варьирует от остро- до тупоконической. Окраска в основном белая, иногда зеленоватая, часто блестящая. У видов родов *Crinum, Cyrtanthus* и *Nerine* такая чешуя закладывается после соцветия (рис. 1, *А, В*). Поскольку в почке возобновления цветонос закладывается последним (Артюшенко, 1970), вслед за ним с образованием низовых чешуй различной формы начинается новая (следующая) листовая серия. У *Haemanthus albiflos* коническая чешуя закладывается после

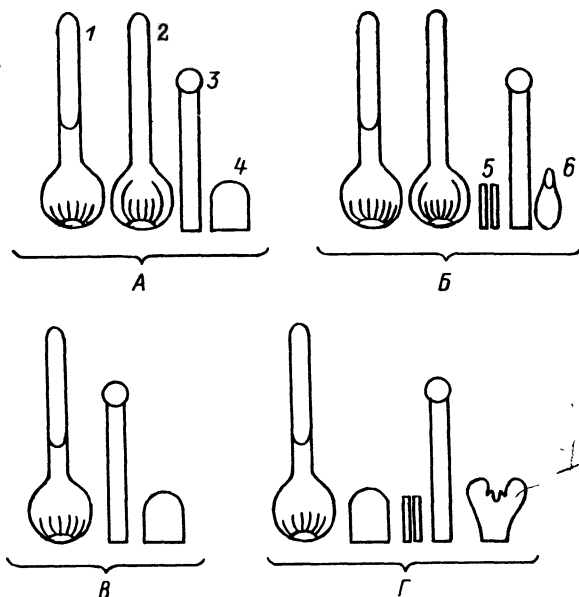


Рис. 1. Строение луковиц.

А — *Nerine bowdenii*, *Б* — *Vallota purpurea*, *В* — *Crinum moorei*, *Г* — *Haemanthus albiflos*. *1* — замкнутая чешуя с листовой пластинкой, *2* — фертильный лист, *3* — соцветие, *4* — коническая чешуя, *5* — шиловидная чешуя, *6* — узкоцилиндрическая чешуя, *7* — 2-лопастная чешуя.

чешуй с замкнутым основанием (рис. 1, *Г*). В начальных стадиях развития эта чешуя, а также остальные формы низовых чешуй более или менее мясистые. Затем в результате активного развития цветоноса и под его давлением средняя часть чешуи становится почти пленчатой, прозрачной, тогда как ее края остаются мясистыми. После высыхания цветоноса на чешуе хорошо видна вдавленность — след остатка цветоноса.

У всех изученных форм низовых чешуй отмечена следующая закономерность: чешуя, расположенная за цветоносом, всегда повернута к цветоносу спинной стороной, т. е. нижней поверхностью; подобное расположение указывает на симподиальное ветвление (Артюшенко, Щепак, 1982).

Шиловидная чешуя (рис. 2, *2*) встречается у видов родов *Cyrtanthus*, *Haemanthus* и *Vallota* (рис. 1, *Б*, *Г*). Она очень узкая, до 1 см шир., 2—12 см дл. Такие чешуи закладываются в количестве 2—3 всегда перед соцветием, охватывая его с обеих сторон. У *Haemanthus* эти чешуи закладываются сразу после конической чешуи. У *Haemanthus albiflos* и *Vallota purpurea* таких чешуй

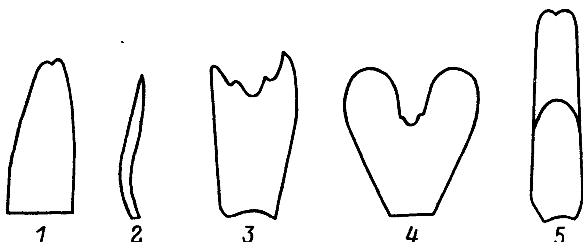


Рис. 2. Форма низовых чешуй.

1 — коническая, *2* — шиловидная, *3* — обратнояйцевидная, *4* — 2-лопастная, *5* — узкоцилиндрическая.

2, при этом одна из чешуй на 0.2—0.3 см длиннее другой. У остальных видов чешуй часто 3, из них 2 — по краям цветоноса, а 1 — по центру. В этом случае центральная узкая чешуя в 1.5—2 раза короче остальных. Очень редко у видов рода *Cyrtanthus* закладываются 4 чешуи.

Обратнояйцевидная чешуя (рис. 2, *3*) характерна для *Clivia miniata*. Чешуя довольно крупная, 5—8.5 см дл., 5.5—10 см шир., на верхушке неглубоко остроконечно-двураздельная, плотная, беловатая, часто зеленоватая, с хорошо выраженными жилками. Закладывается сразу за зачатком соцветия. В отличие от остальных низовых чешуй, которые охватывают почку на 1/4 или на 1/2, у этого вида чешуя довольно широкая и охватывает почку на 3/4.

2-лопастная чешуя (рис. 2, *4*) встречается у *Haemanthus albiflos* и расположена сразу за цветоносом (рис. 1, *Г*). Она очень мясистая, довольно крупная, до 7 см дл. и до 4.5 см шир. Ширина каждой лопасти в середине чешуи до 2.5 см. Интересно отметить, что в начальных стадиях развития 2 лопасти этой чешуи только у основания соединены друг с другом приблизительно на 0.1—0.2 см по высоте. Затем при срастании лопастей средняя часть чешуи, прилегающая к цветоносу, становится тонкой, пленчатой.

Узкоцилиндрическая чешуя (рис. 2, *5*) обнаружена у *Vallota purpurea*. Она имеет 10—15(20) см дл. и 2—4 см шир. и закладывается сразу за зачатком соцветия (рис. 1, *Б*). В отличие от остальных у этой низовой чешуи замкнутое основание. По внешнему виду она напоминает недоразвитый зеленый лист небольшого размера. В самой начальной стадии развития эта чешуя беловатая, мясистая, затем ее верхушка, как и влагалище ассимилирующих листьев, окрашивается в вишнево-розовый цвет. Чешуи, являющиеся мясистыми основаниями ассимилирующих листьев, после отмирания надземной части имеют на верхушке рубец — границу отпавшей листовой пластинки. Такой же рубец остается и после отмирания верхушки данной низовой чешуи. Различить те и другие чешуи в луковице после отмирания их верхних частей почти невозможно.

Особенности низовых чешуй амариллисовых сведены в таблицу.

Результаты морфологического анализа показали, что в самых начальных стадиях развития размеры низовых чешуй и зачатка соцветий одинаковы, иногда первые немного превышают вторые. Затем чешуи развиваются активнее. Максимального развития все чешуи достигают ко времени появления цветоноса над поверхностью почвы, после чего их рост прекращается. Так как в луковице имеется несколько полных листовых серий, которые находятся на разных стадиях развития, рост и развитие низовых чешуй очень хорошо прослеживаются в этих сериях.

Продолжительность жизни низовых чешуй разных форм и цветоноса различна, хотя чешуи закладываются одновременно с зачатком соцветия. Цветонос высыхает через 2.5—5 мес после цветения и плодоношения. Продолжительность жизни фертильного и ассимилирующих листьев варьирует от 3 до 5 лет и в основном зависит от условий выращивания, а также от размера луковиц.

Коническая чешуя у всех видов, кроме *Crinum moorei*, отмирает через 4—8 мес после высыхания цветоноса, у *Crinum moorei* — иногда через 1 год и более; шиловидные чешуи — через 6—12 мес, обратнояйцевидная чешуя функционирует больше 1 года. Самыми жизнеспособными оказались 2-лопастная и узкоцилиндрические чешуи, которые после отмирания цветоноса продолжают существовать еще в течение 1.5—2 лет.

Иногда в луковице закладывается зачаток соцветия, а затем по разным причинам на разных стадиях развития его рост приостанавливается; в таком виде его можно наблюдать при препарировании луковиц. Это чаще всего встречается у видов рода *Nerine*. В таком случае низовая чешуя, как правило, развивается нормально, независимо от состояния зачатка соцветия, однако

Характеристика низовых чешуй представителей сем. *Amaryllidaceae*

Форма	Размер, см		Расположение	Число	Виды, у которых наблюдаются данные чешуи
	длина	ширина			
С незамкнутым основанием					
Коническая	5.5—8	2.5—4	После соцветия	1	*Crinum moorei*
	3.5—5.5		То же	1	Изученные виды *Nerine*
	2—3.5	0.4—0.8	» »	1	Изученные виды *Cyrtanthus*
	2.5—3	2—2.3	После чешуй с замкнутым основанием	1	*Haemanthus albiflos*
Шиловидная	2.5—4	0.2—0.3	Перед соцветием	2—3 (4)	Изученные виды *Cyrnanthus*
	6—8 (12)	0.4—0.7	То же	2	*Vallota purpurea*
	3—6	0.5—1	Перед соцветием после конической чешуи	2	*Haemanthus albiflos*
Обратнояйцевидная	5—8.5	5.5—10	После соцветия	1	*Clivia miniata*
2-лопастная	4.5—7	2.3—4.5	То же	1	*Haemanthus albiflos*
С замкнутым основанием					
Узкоцилиндрическая	10—15 (20)	2—4	После соцветия	1	*Vallota purpurea*

случается (очень редко), что она бывает уже не такой мясистой и развивается гораздо слабее.

Из всего вышесказанного следует, что строение низовых чешуй может иметь значение при определении растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т. Амариллисовые СССР. Л.: Наука, 1970. 177 с. — *Артюшенко З. Т., Щепак А. В.* Ветвление побега у представителей семейства *Amaryllidaceae* // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 8. С. 1074—1082. — *Капинос Г. Е.* Биологические закономерности развития луковичных и клубнелуковичных растений на Апшероне. Баку: Изд-во АН АзССР, 1965. 238 с. — *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 390 с.

Институт ботаники АН Армении
Ереван

Получено 11 X 1991

УДК 581.412 : 582.675.1

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 3

И. В. Борисова

О ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЕ *RANUNCULUS TENUILOBUS* (*RANUNCULACEAE*)

I. V. BORISOVA. ON THE LIFE FORM OF *RANUNCULUS TENUILOBUS* (*RANUNCULACEAE*)

Приведена биолого-морфологическая характеристика лютика тонколопастного. Показано своеобразие его жизненной формы, позволяющее отнести ее к особому типу среди биоморф, свойственных роду лютик.

Ranunculus tenuilobus Regel ex Kom. — лютик тонколопастной, относится к секции *Pterocarpa* Ovcz. (Флора · ТаджССР, 1975),[1] типичный представитель Древнего Средиземья с западнотяньшанско-памироалайским ареалом (Камелин, 1971, 1973).[2] Распространен в поясе полусаванн и шибляка, в чернолесье и крупнотравных полусаваннах на высотах от 800—900 до 2300—2500 м над ур. м.

Это — невысокое растение, достигающее в различных условиях произрастания 25—35 (60) см. Стебель его опушенный, простой или ветвистый (до III—IV порядка), мало- или многоцветковый. Листья широкотреугольные, также опушенные, рассеченные на очень тонкие лопасти. Цветки 11—24 мм в диам., желтые или зеленовато-желтые, в метельчато-кистевидном соцветии (Флора ТаджССР, 1975). По классификации Ал. А. Федорова и З. Т. Артюшенко (1979), соцветие лютика тонколопастного монотелическое, редкоцветное, фрондулезное, цимоидного типа. Парциальные соцветия (их от 1 до 3—5) обедненные, разнообразные — типа своеобразного дихазия или монохазия — либо представлены одиночными цветками (при недоразвитии моно- и дихазия). Раскрываются цветки базипетально. Придаточные корни у этого вида лютика многочисленные, запасающие.

Биолого-морфологические особенности лютика тонколопастного изучались нами на южном склоне Гиссарского хр. в ущелье р. Кондара (правого притока р. Варзоб). Участок расположен в нижней части склона северной экспозиции в кленовнике пажитниковом (Acer turkestanicum—Trigonella lipskyi) на высоте 1100 м над ур. м. Описание его приведено А. Е. Муратовой (Флора..., 1971 : 114—118).

---

[1] В монографии «Флора и растительность ущелья реки Варзоб» (1971) он носит название «лютик тонкодольный».

[2] По классификации С. А. Невского, он относится к средиземноморско-голарктическому генетическому элементу (Письяукова, 1951).

Развитие различного типа почек у *Ranunculus tenuilobus* в разные по увлажнению годы

Показатель	Верхушечные почки				Пазушные почки				Почки на столонах	
	сроки наблюдений, годы									
	1988		1989		1988		1989		1988	
	3 V	12 XII	22 V	19 IX	3 V	12 XII	22 V	19 IX	3 V	12 XII
Длина, мм	4	2.5—5 (в) 4—8 (г)	3—4	4—4.5	3	1—4	2—4	3	2.5	11 (р)
Число чешуй	6	0	3—8	5—7	6	2—12	4—6	6—7	4—6	4
Число зачатков листьев, зачаток соцветия	4	6—7 (в) 3—4 (г) + соцв.	4—7	3—5 —	4	2—5	5—7	5	4	7

Примечание. в — вегетативные, г — генеративные почки; соцв. — зачаток соцветия; р — росток; прочерк — отсутствие данных за этот год.

Почва коричневая, карбонатная, с обилием дресвы. Древостой сложен кленами *Acer turkestanicum* и *A. regelii*, каркасом *Celtis caucasica*.[3] В травяном покрове, кроме пажитника *Trigonella lipskyi*, богато представлено разнотравье: *Galium pamiroalaicum, Ranunculus tenuilobus, Valeriana ficariifolia, Polygonatum sewerzowii, Inula macrophylla, Tulipa praestans, Cousinia pulchella, Dictamnus tadshikorum, Origanum tyttanthum, Thalictrum sultanabadense, Onobrychis grandis, Allium sarawschanicum, Lathyrus mulkak, Vicia tenuifolia* и др.

Ranunculus tenuilobus — эфемероид. Отрастание розеточных листьев у него происходит в конце февраля, зацветает он в конце апреля, а к июню уже подсыхает. Однако в годы с особенно теплыми дождливыми осенними месяцами (например, в 1988 г.) листья его начинают отрастать уже в ноябре—декабре, и зимует он с 1—3 (5) зелеными листьями, а в конце февраля следующего года продолжают отрастать новые листья (3—5).

Поскольку каждая жизненная форма определяется «своим побеговым комплексом, ритмично повторяющимся во времени и в пространстве» (Соколова, Еленевский, 1986 : 52), а также характером корневой системы, мы сосредоточили свое внимание на изучении особенностей побего- и корнеобразования лютика тонколопастного.

Это растение характеризуется разнообразием монокарпических побегов по структуре, и особенно по циклу их развития, т. е. длительности жизни. По форме роста побеги *R. tenuilobus* являются полурозеточными. В розетке в зависимости от возраста побега содержится от 1—3 до 5—6 (8) листьев. Стеблевые листья, не несущие в пазухах паракладиев, немногочисленные (1, реже 2). Примерно у 1/3 просмотренных побегов вообще нет таких листьев, т. е. в пазухах всех стеблевых листьев у этих побегов образовались парциальные соцветия или одиночные цветки. По функционально-зональной структуре (ФЗС) побеги *R. tenuilobus* относятся как ко II, так и к III типам ФЗС, выделенных нами ранее (Борисова, Попова, 1990), так как у одних побегов средняя зона торможения выражена (1—2 узла), а у других она отсутствует. По длительности жизни побеги *R. tenuilobus* могут быть озимыми, ди- и трициклическими. В основном преобладают последние.

Почки возобновления закладываются в пазухах 1—2 (3) верхних листьев розетки, причем чаще всего прорастает всего одна из них, самая верхняя. К концу вегетации (в начале июня) они достигают 3—4 мм дл. и несут 4—7 зачатков листьев (см. таблицу). Эти почки всегда закрытые в отличие от верхушечных почек, которые летом закрытые, а осенью (к зиме) могут

[3] Латинские названия растений даны в основном по сводке С. К. Черепанова (1981).

быть и открытыми (см. таблицу). В основании почки возобновления в конце вегетации (в начале июня, 1991 г.) уже заметны придаточные корни (3 и более, 2—3 мм дл.), по мере роста побега число корней увеличивается и достигает 20—30 и более на 2—3-й год жизни. Все живые корни светловатые, запасающие, веретеновидные по форме, но после отмирания они темнеют и становятся нитевидными.

Почки возобновления прорастают либо осенью, когда возобновляется вегетация после летней засухи (1988 г.), и к середине декабря в розетке образуется 2—3 листа, либо весной, в феврале (рис. 1). В первом случае весной в основании побега нет чешуй (почки открытые), во втором случае имеется до 6—10 опушенных чешуй (почки закрытые). В благоприятные влажные осенние месяцы (1988 г.) в верхушечных почках осенних розеточных побегов уже могут закладываться цветки (рис. 1). Такие побеги следующей весной зацветут, т. е. по циклу развития они являются озимыми. Этих побегов обычно встречается немного, так как чаще всего цветки закладываются в почках осенью 1-го и особенно 2-го года жизни побега (рис. 1). Генеративные органы в верхушечных почках формируются, по-видимому, после засухи в осенние месяцы и довольно быстро

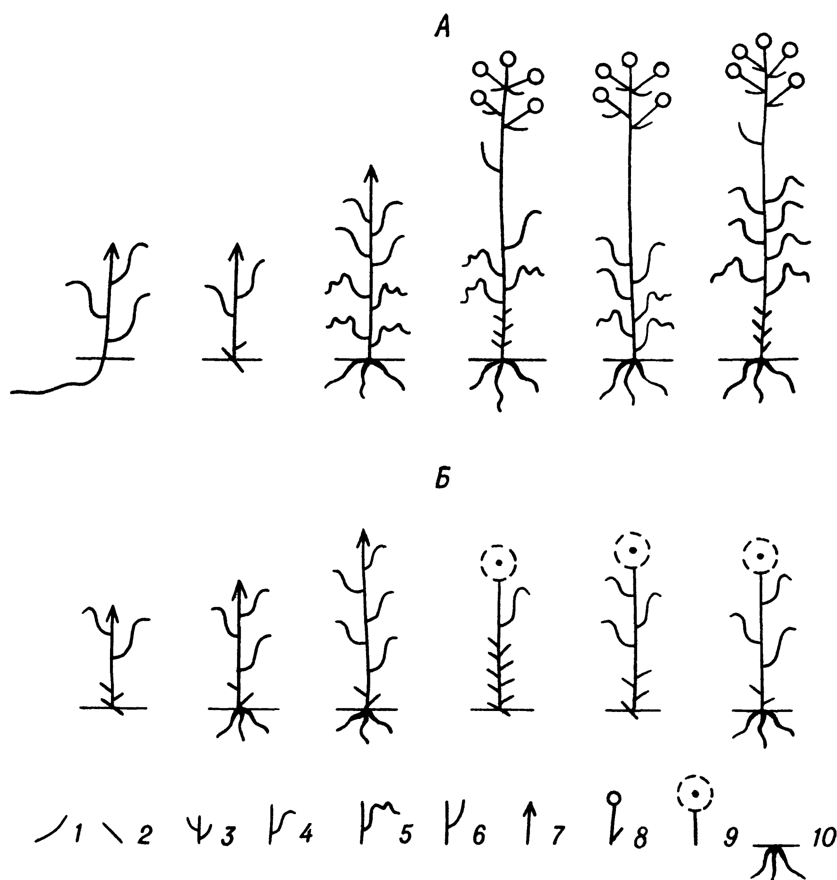


Рис. 1. Разнообразие вегетативных и генеративных побегов *Ranunculus tenuilobus* в весеннее (*А*) и предзимнее (*Б*) время.

1 — столон, *2* — часть материнского побега, *3* — чешуевидные листья, *4* — розеточные зеленые листья, *5* — розеточные сухие листья, *6* — стеблевые листья, *7* — верхушечная почка вегетативная, *8* — парциальное соцветие или цветок, *9* — зачаток соцветия в верхушечной почке, *10* — запасающие корни. Даты наблюдений: *А* — 3 V 1988, *Б* — 12 XII 1988.

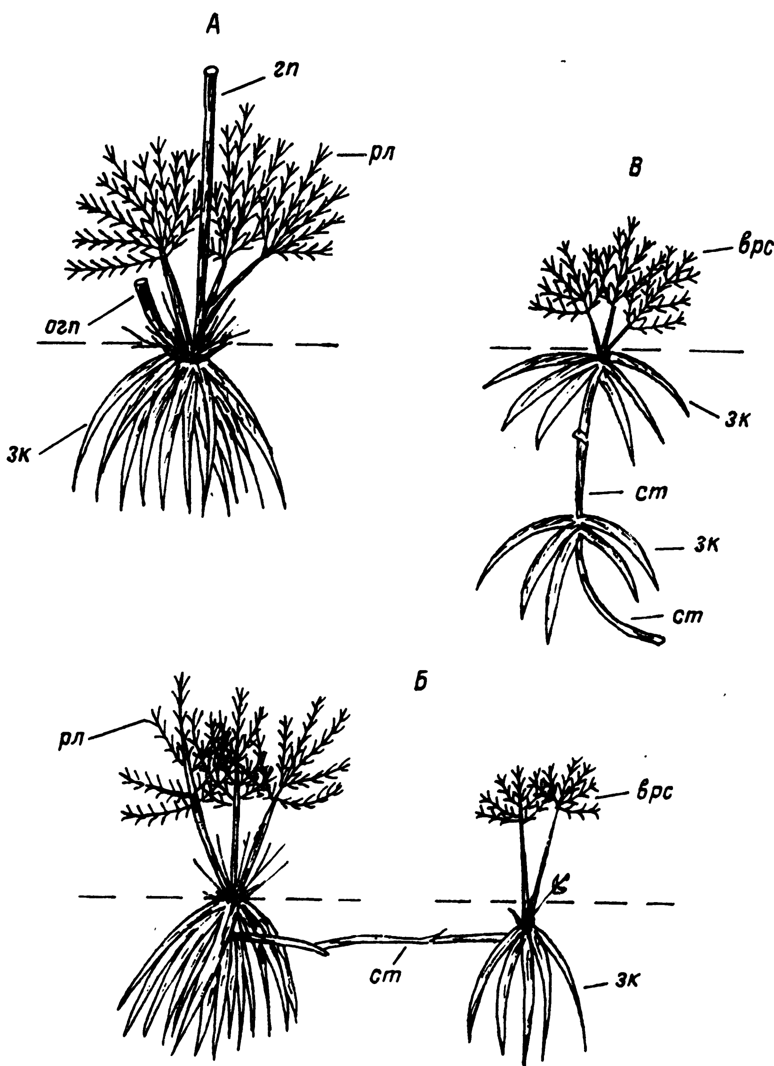


Рис. 2. Особи *Ranunculus tenuilobus* различной структуры.

А — обычная форма материнской особи, *Б* — дочерняя особь на верхушке столона, *В* — столон, состоящий из 2 «этажей». *врс* — розетка листьев на верхушке столона, *гп* — генеративный побег этого года (верхушка не показана), *зк* — запасающие корни, *огп* — остаток отмершего побега предыдущего порядка, *рл* — розеточные листья, *ст* — подземный столон. Уровень поверхности почвы показан штрихпунктиром.

(в середине сентября заметить их еще не удалось; см. таблицу). К середине декабря (1988 г.) соцветие хорошо сформировано и достигает 6—7 мм. Таким образом, развитие верхушечных почек с весны до осени идет сравнительно медленно, особенно вегетативных.

Ди- и трициклические побеги лютика в зависимости от условий погоды в осеннее время могут быть как весеннего, так и осеннего начала отрастания (рис. 1). На рис. 1 показано разнообразие вегетативных и генеративных побегов, наблюдаемых в весеннее и предзимнее время.

Как уже упоминалось, чаще всего на смену материнскому побегу прорастает всего одна почка возобновления. Отрастающий новый побег смещает в сторону уже отмерший материнский побег и по мере роста за 2 или

3 года формирует короткое вертикальное корневище с многочисленными запасающими корнями (рис. 2, *А*). Длительность жизни каждого участка корневища и придаточных корней на нем составляет примерно 2 года, после чего начинается их отмирание. В связи с этим вертикальное корневище всегда в верхней части несет живые, а в нижней — мертвые корни. Если прорастают две почки возобновления, а не одна, то впоследствии происходят партикуляция и обособление вертикальных корневищ. Кроме того, этот вид лютика способен образовывать подземные столоны, отходящие от вегетативной подземной части монокарпического побега (рис. 2, *Б*). Столоны имеют 2—3 междоузлия и отходят в сторону от материнской особи на расстояние до 7—11 см. На конце столона формируется верхушечная почка, снабженная в основании мутовкой придаточных запасающих корней (начало мая 1988 г.), или розетка листьев (конец мая 1989 г.). Интересно, что иногда верхушечная почка столона, прорастая, образует не розетку листьев, а новый столон. Тогда наблюдаются 2 «этажа» живых корней (!) и розетка листьев (рис. 2, *В*). Развитие верхушечной почки столона происходит несколько быстрее, чем верхушечных почек вегетативных побегов материнской особи (см. таблицу).

В результате образования столонов *R. tenuilobus* быстро разрастается в стороны и образует в травяном покрове кленовника пажитникового большие латки.

В целом жизненную форму *R. tenuilobus* можно охарактеризовать таким образом: это — вегетативноподвижное поликарпическое травянистое растение, вертикально-короткокорневищное, кистекорневое, с полурозеточными полициклическими монокарпическими побегами, ветвящимися по симподиальному типу, образующее подземные столоны, факультативно зимнезеленое (по ритму развития), эфемероид.

Т. Г. Соколова и А. Г. Еленевский в статье, посвященной «обзору жизненных форм обширного рода *Ranunculus*» (1986 : 52), приводят характеристику 9 выделенных ими жизненных форм для видов этого рода. Однако среди них нет жизненной формы с подземными столонами, свойственной *R. tenuilobus*. С. Н. Зиман в своих публикациях (1980, 1981, 1985) указывает на наличие подземных столонов также у некоторых лютиков из секций *Epirotes* и *Ranunculastrum*. В связи с этим среди жизненных форм видов рода *Ranunculus* следует различать еще одну (10-ю) жизненную форму, характеризующуюся вегетативной подвижностью благодаря образованию подземных столонов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова И. В., Попова Т. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1420—1426. — *Зиман С. Н.* Эколого-морфологический анализ семейства *Ranunculaceae* Yuss. // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 8. С. 1120—1130. — *Зиман С. Н.* Биоморфологический анализ семейства *Ranunculaceae* Yuss. (подсемейства *Ranunculoideae* Hutch., *Thalictroideae* Heintze) // Новости систематики высших и низших растений. Киев: Наукова думка, 1981. С. 38—53. — *Зиман С. Н.* Морфология и филогения семейства лютиковых. Киев: Наукова думка, 1985. 248 с. — *Камелин Р. В.* Видовой состав растительного покрова ущелья р. Варзоб. 1. Высшие растения // Флора и растительность ущелья реки Варзоб. Л.: Наука, 1971. С. 151—213. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 356 с. — *Письяукова В. В.* Флора ущелья Кондара // Ущелье Кондара (Опыт биологической монографии). М.; Л: Изд-во АН СССР, 1951. С. 23—73. — *Соколова Т. Г., Еленевский А. Г.* Эколого-морфологическая характеристика рода *Ranunculus* L. // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Изд-во МГПИ им. В. И. Ленина, 1986. С. 52—58. — *Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука, 1979. 295 с. — *Флора* и растительность ущелья реки Варзоб. Л.: Наука,

1971. 512 с. — *Флора* Таджикской ССР. Т. IV (роголистниковые—розоцветные). Л.: Наука, 1975. 576 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 X 1992

УДК 581.5 : 582.579.2

В. И. Мельник

CROCUS HEUFFELIANUS (*IRIDACEAE*) НА ВОСТОЧНОМ ПРЕДЕЛЕ АРЕАЛА

V. I. MELNIK. *CROCUS HEUFFELIANUS* (*IRIDACEAE*) IN THE EASTERN LIMIT OF ITS AREA

Проведены детальное изучение распространения *Crocus heuffelianus* на восточном пределе ареала, анализ эколого-ценотических условий местообитаний и возрастной структуры ценопопуляций. Разработаны рекомендации по охране генофонда *C. heuffelianus* на восточной границе ареала.

Высокодекоративный ранневесенний эфемероид *Crocus heuffelianus* Herb. внесен в «красную» книгу Украины (Червона..., 1980) как исчезающий вид. Он охраняется также в Венгрии и Чехо-Словакии (Csapody, 1982; Randuška, Križo, 1986). В природно-заповедной сети Украины вид представлен не репрезентативно. Препятствием в деле охраны *C. heuffelianus* является недостаточная изученность его эколого-ценотических особенностей на восточном пределе ареала.

C. heuffelianus — преимущественно горный карпатско-балканский вид; в Польше, Чехо-Словакии, Румынии и Болгарии он произрастает в горах; в Венгрии и на Украине известны и горные, и равнинные местонахождения. Он является иллирийским (балканским) генетическим элементом флоры Украины (Gajewski, 1937; Клеопов, 1990). На Украине *C. heuffelianus* повсеместно распространен в Карпатах, а в виде отдельных локалитетов — вдоль края прилежащей к Карпатам западной части Подольской возвышенности (Червона..., 1980). Сплошное распространение вида в Украинских Карпатах подтверждается многими другими источниками (Фомін, Бордзіловський, 1950; Фодор, 1974; Визначник..., 1977; Цвелев, 1979; и др.) (рис. 1). Что касается распространения *C. heuffelianus* в Подолии, то изучение конкретных литературных (Фомін, Бордзіловський, 1950)

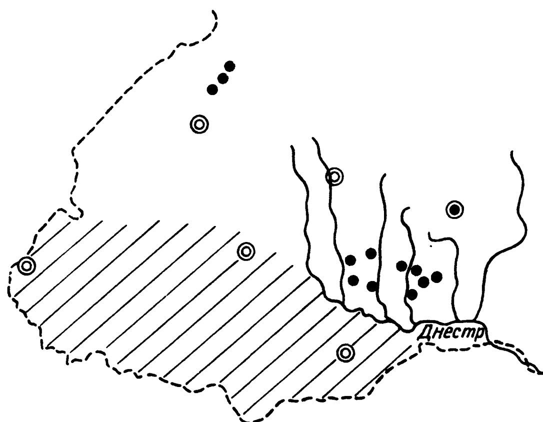


Рис. 1. Распространение *Crocus heuffelianus* на Украине.

Заштрихована территория сплошного распространения вида. Черными кружками отмечены островные локалитеты.

и гербарных данных в гербариях Киева (KW и Центрального ботанического сада им. Н. Н. Гришко АН Украины), Львова (LW, LWS), Санкт-Петербурга (LE), Москвы (МНА), Каменец-Подольского (Гербарий Сельхозинститута) и Хмельницкого (Гербарий Краеведческого музея) показало несколько иной характер ареала вида на равнине.

Впервые в Подолии *C. heuffelianus* был обнаружен G. Belke (1853) в окр. с. Паневцы, немного южнее г. Каменец-Подольского. В ходе дальнейших флористических исследований недалеко от этого местонахождения были обнаружены новые локалитеты вида в Каменец-Подольском, Дунаевецком, Чемеровецком районах Хмельницкой обл., в Борщевском, Залещицком районах Тернопольской обл. Наибольший по площади локалитет вида расположен в лесном массиве между селами Черче Чемеровецкого р-на, Балык и Залесцы Дунаевецкого р-на, Негин Каменец-Подольского р-на Хмельницкой обл. Меньшие участки известны вблизи сел Германовка и Нивра, Рудня и Озеряны в Борщевском р-не Тернопольской обл., в Наддністрянском лесничестве Залещицкого р-на той же области (рис. 1). Очевидно, в прошлом все отмеченные местонахождения представляли собой единый, наиболее выдвинутый на восток эксклав ареала *C. heuffelianus.* К его фрагментации привело интенсивное сведение лесов в этом регионе. Несомненно, эта равнинная часть ареала была связана с Карпатами. Небольшая, всего в 60 км, дизъюнкция по линии городов Черновцы—Каменец-Подольский образовалась также в связи со сведением лесов. Здесь сохранились лишь небольшие участки леса. Один из них — Цыбулевский лес — находится вблизи с. Паневцы, где *C. heuffelianus* был обнаружен впервые (Belke, 1853). Ю. Х. Молотковский, детально обследовавший Цыбулевский лес и составивший список растений этого лесного массива (Молотківський, 1936), *C. heuffelianus* в нем не обнаружил. Во время наших исследований Цыбулевского леса в 1989—1990 гг. *C. heuffelianus* также не был найден. В результате массового уничтожения при сборе букетов *C. heuffelianus* исчезает из окр. г. Черновцы (Якимчук, 1978). Таким образом, антропогенные воздействия приводят к увеличению дизъюнкции между горной частью ареала *C. heuffelianus* и наибольшим равнинным эксклавом ареала этого вида.

Во «Флоре УРСР» (Фомін, Бордзіловський, 1950) и «красной» книге Украины (Червона..., 1980) отсутствуют сведения о распространении *C. heuffelianus* на Волынской возвышенности. Однако еще в 1911 г. W. Szafer обнаружил местообитание этого вида на юге Волынской возвышенности вблизи г. Сокаля Львовской обл. [гербарные образцы хранятся в гербариях Львова (LW, KWS)]; в 1960—1980 гг. вблизи указанного местонахождения были выявлены два новых — в окр. г. Великие Мосты Сокольского р-на и в окр. с. Боянец Жовкнянского р-на Львовской обл. (Гербарий LWS). Волынский эксклав ареала в отличие от подольского значительно более удален от Карпат.

Согласно работе И. К. Пачоского (1910), *C. heuffelianus* является неогеновым реликтом Волыно-Подолии, о чем свидетельствует обособленное от других регионов распространение вида в Подолии. Однако, как было показано выше, подольский эксклав отделен от горной части ареала лишь небольшой дизъюнкцией антропогенного происхождения. W. Szafer (1930) и W. Gajewski (1937) относят *C. heuffelianus* к ледниковым реликтам Волыно-Подолии, которые спустились с Карпат на равнину в период Краковского (Днепровского) оледенения и были характерными видами лесотундрового ландшафта. Очевидно, проникновение вида из Карпат на Восточно-Европейскую равнину (подольский и волынский эксклавы) и на равнину Альфельд в Венгрии происходило синхронно. Следует заметить, что прямому продвижению *C. heuffelianus* из Карпат на Волынскую возвышенность препятствовала заболоченная низменность Малого Полесья, поэтому он, по-видимому, продвигался окружным путем через Расточье.

Ценотическая амплитуда *C. heuffelianus* довольно широка — от равнинных широколиственных лесов до альпийских лугов. В Украинских Карпатах этот вид обитает во всех горных поясах — от Закарпатья и Прикарпатья до высоты 1960 м над ур. м. (Чопик, 1976), наиболее обилен в буковых лесах, на субальпийских и послелесных лугах, реже встречается на альпийских лугах и в полосе хвойных лесов. В Подолии *C. heuffelianus* является одним из характерных компонентов буковых лесов (Fagetum podolicum) (Szafer, 1935; Клеопов, 1990), а также произрастает в дубово-грабовых лесах (Querceto-Carpineta). По нашим наблюдениям, в урочище Терло Маковского лесничества Каменец-Подольского лесхоззага вблизи с. Залесцы Дунаевецкого р-на Хмельницкой обл. *C. heuffelianus* произрастает в 70-летнем дубово-грабовом лесу. Помимо эдификаторов, в древесном ярусе произрастают *Fagus sylvatica*,[1] *Betula pendula*. Подлесок отсутствует. В ранневесенней синузии травяного покрова, помимо *Crocus heuffelianus*, отмечены *Anemonoides ranunculoides, Arum alpinum, Asarum europaeum, Corydalis cava, C. solida, Dentaria bulbifera, Galanthus nivalis, Galeobdolon luteum, Hepatica nobilis, Isopyrum thalictroides, Lathraea squamaria, Lathyrus venetus, Mercurialis perennis, Vinca minor*.

К дубово-грабовым лесам приурочены также местообитания *C. heuffelianus* на Волынской возвышенности. В окр. с. Боянец Жовкнянского р-на Львовской обл. *C. heuffelianus* произрастает в 70-летнем дубово-грабовом лесу, в древесном ярусе которого, помимо эдификаторов, присутствуют *Betula pendula, Fraxinus excelsior*. Кустарниковый ярус образован *Corylus avellana*, изредка встречается *Daphne mezereum*. В ранневесенней синузии травяного покрова выявлены *Anemonoides nemorosa, A. ranunculoides, Corydalis solida, Gagea lutea, Galeobdolon luteum, Hepatica nobilis, Isopyrum thalictroides* и *Crocus heuffelianus*. В волынском эксклаве вид отмечен также в березовых лесах — производных дубово-грабовых лесов.

В целях определения современных фитоценотических позиций *C. heuffelianus* на восточном пределе ареала проведен анализ его ценопопуляций на основании учета растений различных онтогенетических состояний.

Рассмотрим этапы онтогенеза *C. heuffelianus* (рис. 2).

Прорастание идет по подземному типу. Из семени появляются главный корень и влагалище семядоли. Ювенильные растения (*j*) на 1-м году жизни имеют 1 низовой лист и 1 ассимилирующий лист с тонкой пластинкой, клубнелуковицу и несколько придаточных корней. На 2-м году жизни ювенильные растения имеют уже по 2 низовых листа. Наряду с обычными корнями у некоторых особей появляются втягивающие корни. Виргинильные растения (*v*) имеют от 2 до 4 ассимилирующих листьев. Клубнелуковица, которая разрастается за счет нескольких междоузлий, округло-овальная. Корневая система состоит из большого числа придаточных корней, расположенных в виде кольца на основании прошлогодней луковицы. Генеративные растения (*g*) имеют по 2—3 низовых и 2—4 ассимилирующих листа, цветоносный стебель и 1 цветок. Сенильные растения у *C. heuffelianus* не выявлены.

Таким образом, жизненный цикл *C. heuffelianus*, согласно классификации жизненных циклов высших растений (Ценопопуляции..., 1976), является полночленным, с длительным генеративным периодом при полной невыраженности постгенеративного. В целом большой жизненный цикл *C. heuffelianus* сходен с таковым у кавказских видов *C. scharojanii* Rupr. и *C. vallicola* Herb. (Шорина, 1974).

Учет численности и возрастного состава *C. heuffelianus* на восточном пределе ареала проводился по методике, апробированной на упомянутых выше кавказских видах *Crocus* и других эфемероидах (Ценопопуляции..., 1976).

---

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

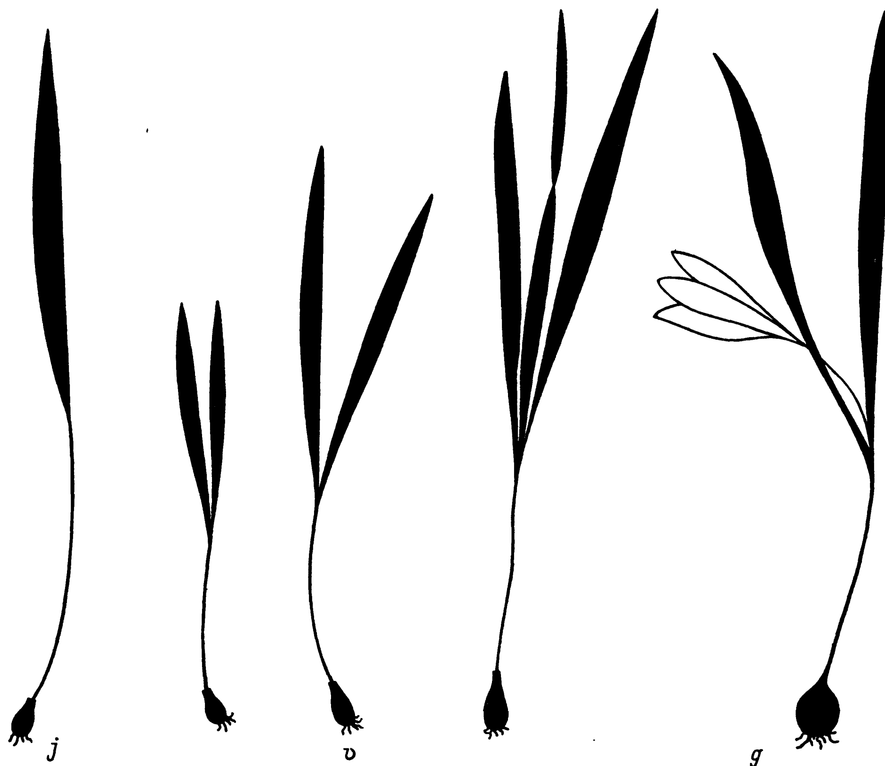


Рис. 2. Этапы онтогенеза *Crocus heuffelianus*.
Объяснение в тексте.

Как видно из приведенных данных, в лесных сообществах Волыно-Подолии *C. heuffelianus* отличается высокой плотностью популяций. Несколько меньше она в лесных культурфитоценозах. Свидетельством хорошей адаптации вида к лесным сообществам на восточном пределе ареала является преобладание в равнинных лесах гомеостатических ценопопуляций *C. heuffelianus* с полночленными спектрами онтогенетических состояний. Для сравнения укажем, что в Карпатах на 1 м^2 площади приходится около 40 цветоносных растений и 170 клубнелуковиц (Артюшенко, Харкевич, 1956).

Таким образом, при отсутствии сильных антропогенных воздействий *C. heuffelianus* не только удерживает за собой занятые территории, но и распространяется на новые (в лесные культурфитоценозы). Однако усиленная эксплуатация лесов, как было показано выше, приводит к уменьшению численности вида и к сокращению его ареала на восточном пределе (см. таблицу). Поэтому актуальной задачей является охрана как можно большего числа местонахождений *C. heuffelianus* в лесах равнинной части Украины. В настоящее время *C. heuffelianus* охраняется в Вовковецком, Сапогивском заказниках местного значения и в заказнике местного значения «Синькив» в Чертковском лесхоззаге Тернопольской обл., а также в заказнике республиканского значения «Цыковская лесная дача» в Чемеровецком р-не Хмельницкой обл.

По нашей рекомендации образован заказник «Залесцевский лес» для охраны *C. heuffelianus* в Дунаевецком р-не Хмельницкой обл. (Маковецкое лесничество Каменец-Подольского лесхоззага). В ближайшее время необходимо организовать заказники для охраны популяций вида на Волынской возвышенности в Львовской обл.

Численность и возрастной состав ценопопуляций *Crocus heuffelianus* на восточном пределе ареала

Местонахождение	Условия местопроизрастания	Численность на 1 м^2							
		j		*v*		*g*		всего	
		число	%	число	%	число	%	число	%
Хмельницкая обл., Чемеровецкий р-н, окр. с. Черче	Грабовый лес	75	15	125	25	300	60	500	100
Хмельницкая обл., Дунаевецкий р-н, окр. с. Залесцы	То же	50	10	90	18	360	72	500	100
	Культуры дуба черешчатого	10	4	40	16	200	80	250	100
Львовская обл., Жовкнянский р-н, окр. с. Боянец	Грабовый лес	50	12	70	15.4	330	72.6	450	100

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т., Харкевич С. С. Ранневесенние декоративные растения природной флоры советских Карпат // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 11. С. 1604—1616. — *Визначник* рослин Українських Карпат. Київ: Наукова думка, 1977. 434 с. — *Клеопов Ю. Д.* Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наукова думка, 1990. 325 с. — *Молотківський Ю. Х.* Геоботанічне дослідження дубового насадження в Цибулівському лісі: Кам'янецька округа // Журн. Ін-ту ботаніки. 1936. № 8. С. 55—65. — *Пачоский И. К.* Основные черты развития флоры юго-западной России. Херсон, 1910. 430 с. — *Фодор С. С.* Флора Закарпаття. Львів: Вища школа, 1974. 208 с. — *Фомін О. В., Бордзіловський Е. Ш.* Родина XXIX. Півников I. — *Iridaceae* Lindl. // Флора УРСР. 1950. Т. III. С. 276—312. — *Цвелев Н. Н.* Сем. 174. *Iridaceae* Juss. — Касатиковые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. IV. С. 292—311. — *Ценопопуляции* растений. М.: Наука, 1976. 216 с. — *Червона* книга Української РСР. Київ: Наукова думка, 1980. 500 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Чопик В. І.* Високогірна флора Українських Карпат. Київ: Наукова думка, 1976. 220 с. — *Шорина Н. И.* Возрастные биоморфологические признаки особей шафранов в ценопопуляциях высокогорий Западного Закавказья // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М.: Наука, 1974. С. 225—237. — *Якимчук М. К.* Особенности роста и развития видов рода шафран (*Crocus* L.) в условиях Буковины // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. 1978. № 5. С. 109—110. — *Belke G.* Notice sur une espèce de safran qui croit spontanèment aux environs de Kamienic-Podolski // Bull. Soc. Nat. Moskou. 1853. T. 26. N 1. P. 158—165. — *Csapody I.* Vèdett nivènyeink. Budapest; Gondolat, 1982. 350 s. — *Gajewski W.* Elementy flory polskiego Podola. Warszawa, 1937. 210 s. — *Randuška D., Križo M.* Chrànenè rastliny. Bratislava: Priroda, 1986. 430 s. — *Szafer W.* Element górski we florze nizu polskiego // Rozpr. Wydz. Mat.-Przyr PAU (Ser. III. T. 29). 1930. Dz. B. 3. S. 343—381. — *Szafer W.* Las i step na Zachodniem Podolu // Rozpr. Wydz. Mat.-Przyr PAU (Ser. III). T. 70. 1935. Dz. B. 2. S. 31—153.

Центральный республиканский
ботанический сад АН Украины
Киев

Получено 5 VIII 1992

УДК 581.5 : 582.751.2 ©Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 3

С. И. Михайлова, Н. А. Некратова

ЭКОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ *ERODIUM TATARICUM* (*GERANIACEAE*)

S. I. MIKHAILOVA, N. A. NEKRATOVA. ECOLOGY AND BIOLOGY OF *ERODIUM TATARICUM* (*GERANIACEAE*)

Произведена оценка современного состояния эндемика Хакасских степей *Erodium tataricum*. Уточнено географическое распространение. Впервые изучены его экология, ценокомплекс и биологические особенности (жизненная форма, онтогенез, ритм развития, размножение, возрастная и пространственная структуры популяций, продуктивность).

Проблема биологического разнообразия за последние годы стала одной из ключевых проблем глобальной экологии (Юрцев, 1991). Для сохранения биологического разнообразия на планете важнейшей задачей является выявление и изучение редких видов. Само по себе изучение редких видов растений не только представляет теоретический интерес, но и имеет прикладные аспекты: оно может явиться основой для разработки системы охраны. Об актуальности такого изучения свидетельствует большой интерес к этой группе растений у нас в стране и за рубежом (Вахрамеева, Куликова, 1991).

Целью наших исследований явилось изучение экологии и биологии журавельника татарского *Erodium tataricum* Willd., являющегося эндемиком Хакасии. Вид внесен в «Красную книгу РСФСР» (1988) со статусом «редкого» (3R) и в региональную сводку «Редкие и исчезающие растения Сибири» (1980). Специального изучения эколого-биологических особенностей *E. tataricum* не проводилось.

Материалом для написания работы послужили личные сборы и наблюдения авторов, проведенные на территории Хакасии в 1989—1992 гг.[1] Кроме того, были просмотрены коллекции по этому виду в Гербарии им. П. Н. Крылова в Томском университете, в Гербарии ЦСБС (г. Новосибирск) и в Гербарии МГУ.

О первых местонахождениях *E. tataricum* сообщается в работе Н. В. Шипчинского «Заметки об *Erodium tataricum* Willd.» (1918). Первые гербарные сборы этого вида сделаны во время путешествия П. С. Палласа по Сибири и датируются концом XVIII в. (1772 г.). Последующие сборы сделаны лишь спустя 100 лет Д. А. Клеменцом (1888 г.) и Н. М. Мартьяновым (1897 г.) с пометкой «очень редкое растение» (Шипчинский, 1918; Черепнин, 1963).

В настоящее время установлено 18 местонахождений *E. tataricum*. Приводим их с указанием коллекторов и времени сбора:[2] долина р. Карыш (Паллас, 1772; *Мартьянов, 1897); окр. оз. Шира (*Сапожников, 1903); окр. оз. Иткуль (*Сапожников, 1903; *Якубова, 1969; *Некратова, 1991); гора Унгабая (Клеменц, 1888); окр. оз. Доможаково (Мартьянов, 1893; *Эбель, 1991); окр. оз. Шира, борт р. Карыш (Юдина, 1908); окр. оз. Круглого (*Титов, 1910); долина р. Туим, окр. оз. Березового (*Титов, 1910); бассейн р. Туим, ручей Спиринка (*Некратов, 1980); окр. улуса Березник (*Тарчевский, 1934); окр. оз. Собачьего (*Тарчевский, 1934); бассейн р. Уйбат, долина р. Бюря между улусом Усть-Бюря и улусом Сайгачи (*Тарчевский, Глуздаков, 1934); окр. оз. Камышового (*Конова, Малютин, 1935); окр. ст. Усть-Бюрь (*Вигоров, 1939); окр. пос. Шира (Черепнин, 1946); окр. с. Ефремкино (*Чернявская, 1957; Черепнин, 1957; *Каменецкая, 1961; *Некратова, Михайлова, Некратов, 1989); окр. с. Топаново (*Зверева,

[1] В сборе и первичной обработке материалов участвовали сотрудники НИИ ББ при Томском университете Н. Ф. Некратов, Г. И. Серых, а также студенты — ботаники и почвоведы, которым авторы выражают благодарность.

[2] Наличие гербарного материала отмечено звездочкой; остальные местонахождения приведены по литературным источникам (Шипчинский, 1918; Черепнин, 1963; Вылцан, 1977).

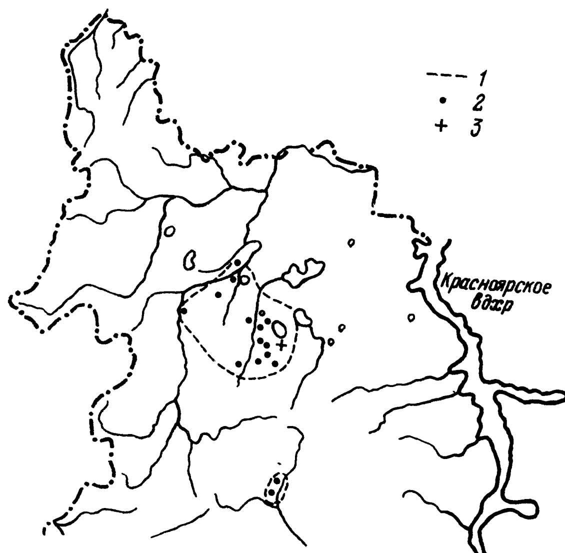


Рис. 1. Ареал *Erodium tataricum*.

1 — границы ареала; местонахождения: *2* — по материалам гербария, *3* — по литературным источникам.

Алексеева, 1966; Гиршович, Нейфельд, 1970; *Михайлова, 1991); окр. ст. Туим (*Амельченко, 1971); левобережье р. Белый Июс, гора Сундук (*Эбель, 1991); левобережье р. Белый Июс, выше с. Фыркал (*Эбель, 1991).

В целом ареал *E. tataricum* занимает незначительную площадь (примерно 1.4 тыс. км^2) в пределах Назаровско-Минусинской межгорной впадины и восточного макросклона Кузнецкого Алатау (рис. 1). Его распространение ограничено 53°40′—54°30′ с. ш. и 89°10′—90°10′ в. д. Основной участок ареала охватывает междуречье р. Белый Июс (в среднем течении) и р. Сон, где вид наиболее часто встречается в окрестностях крупных степных озер Шира, Иткуль и многочисленных мелких озер в долинах р. Туим и его притока р. Карыш, а также на правобережье р. Белый Июс (окр. сел Ефремкино, Топаново). Крайние южные местонахождения *E. tataricum*, отмеченные в долине р. Уйбат (окр. ст. Усть-Бюрь), оторваны от основного участка ареала более чем на 40 км и находятся на территории, относящейся к бассейну р. Абакан. Этот факт свидетельствует о дизъюнкции в ареале *E. tataricum*. О скорости сокращения площади распространения вида можно судить на основании его гербарных сборов за последние 200 лет. Видимо, за это время ареал *E. tataricum* не претерпел больших изменений, так как в настоящее время повторены гербарные сборы, сделанные в конце XVIII—начале XIX вв.

E. tataricum произрастает в лесостепном и степном поясах в условиях холмисто-равнинного рельефа на высоте 500—600 м над ур. м. Типичные местообитания — каменистые склоны холмов и сопок различной крутизны и экспозиции. Наибольшего обилия вид достигает в нижних и средних частях склонов световых (южной, юго-восточной, юго-западной) экспозиций.

E. tataricum — растение аридных местообитаний. Основная область распространения этого вида — Июсо-Ширинская степь — располагается в дождевой тени хребтов Кузнецкого Алатау, что и определяет континентальный, засушливый климат данного региона. Радиационный баланс составляет 28.0—35.0 ккал/см^2. Сумма температур за теплое время года — 1550—1800°. Продолжительность безморозного периода — около 11 дней. Годовое количество осадков — около 310 мм (Растительный..., 1976). Климатический режим местообитаний *E. tataricum*

отличается суровостью. В зимний период наблюдается значительное промерзание почвы из-за отсутствия снежного покрова, а в летний период — ее прогревание и иссушение. Так, в летние месяцы температура воздуха на высоте 20 см (в слое обитания *E. tataricum*) прогревается в дневные часы до 23—24 °C, на поверхности почвы температура примерно такая же. Температура почвы на глубине 20 см (корнеобитаемый слой *E. tataricum*) в дневные часы составляет в июне около 17 °C, в июле — 22—23 °C и, таким образом, в середине вегетационного периода не отличается от температуры воздуха.

E. tataricum встречается на черноземовидных и каштановых почвах со средней мощностью гумусового слоя. По механическому составу это легко- и среднесуглинистые почвы с преобладанием фракций крупного и среднего песка, часто с наличием дресвы. Горизонт А (8—10 см) комковато-пылеватый, легкосуглинистый, на 50% содержит включения мелких камней и щебня. Переходный к почвообразующей породе горизонт В/С имеет мощность 10—40 см, комковатый, уплотнен на 70—80 % включениями материнских пород. Каштановые почвы характеризуются большей мощностью карбонатного слоя. Корнеобитаемый слой обычно ограничен горизонтом А. Редко корни растений проникают до глубины 25 см. По данным экологического анализа, *E. tataricum* произрастает на довольно богатых почвах со слабокислой и нейтральной реакцией (pH 6.0—7.5) (11.3—13.5 ступени шкал богатства и засоленности почвы). Содержание гумуса — 5—6 %.

По отношению к каменистости субстрата *E. tataricum* является облигатным петрофитом: поселяется среди скал на крупнокаменистых и щебнистых почвах.

Журавельник обитает в условиях дефицита влаги. Полевая влажность почвы составляет 1—3%. По данным экологического анализа, этот вид растет в условиях влажностепного и сухолугового увлажнения (с 50-й по 55-ю ступень шкалы увлажнения Раменского), что позволяет охарактеризовать его по отношению к этому экологическому фактору как ксерофит.

Ценокомплекс журавельника татарского невелик и представлен разными ассоциациями каменистых и щебнистых мелкодерновинных степей (см. таблицу). Эти ценозы характеризуются разреженным растительным покровом (общее проективное покрытие 35—50%) и высокой флористической насыщенностью (число видов на 100 $м^2$ 45—65). Кустарниковый ярус выражен слабо, его проективное покрытие составляет 1—3% (редко 5%). Из кустарников повсеместно встречается *Caragana pygmaea*,[3] реже — другие виды: *Cotoneaster melanocarpus, Grossularia acicularis*. Основу травяного покрова составляют главным образом полыни и злаки. Из числа наиболее постоянных видов (коэффициент встречаемости более 50%) с массовым обилием (по шкале Друде — cop) отмечены *Peucedanum baicalense, Youngia tenuifolia, Thymus minussinensis, Koeleria cristata, Artemisia commutata, A. frigida, Poa botryoides, Galium verum, Schizonepeta multifida, Stipa krylovii*. Другие виды из числа постоянных в местообитаниях с *E. tataricum* встречаются более разреженно (с обилием sp и sol): *Chamaerhodos erecta, Orostachys spinosa, Thalictrum foetidum, Dianthus versicolor, Goniolimon speciosum, Stevenia cheiranthoides, Veronica incana, Potentilla sericea, P. acaulis, Androsace septentrionale, Leontopodium ochroleucum, Alyssum obovatum, Delphinium grandiflorum, Scutellaria scordiifolia, Heteropappus altaicus, Androsace dasyphylla*.

В изученных ассоциациях *Erodium tataricum* имеет невысокие ценотические позиции: его обилие редко превышает 1% проективного покрытия.

В видовом составе ценокомплекса насчитывается 148 видов высших сосудистых растений (см. таблицу), по своей структуре он оригинален. Наряду с типичными

---

[3] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

Видовой состав ценокомплекса *Erodium tataricum* с указанием обилия по шкале Друде

Виды	Местообитания										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Erodium tataricum	C	C	C	B	B	B	B	C	C	B	B
Koeleria cristata	B	C	B	C	—	—	B	A	—	A	A
Poa botryoides	A	B	A	B	B	—	A	—	—	—	—
Festuca pseudovina	B	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Elytrigia geniculata	B	—	B	C	—	—	—	—	—	—	A
Achnaterum sibiricum	A	—	—	C	—	—	—	B	—	—	—
Carex duriuscula	C	B	—	—	—	—	B	—	A	—	—
Artemisia gmelini	A	A	C	B	—	—	—	—	—	B	—
A. commutata	A	C	A	—	B	B	C	C	C	—	B
A. frigida	B	—	A	A	A	—	—	B	A	—	—
Vicia multicaulis	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pulsatilla ambigua	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Chamaerhodos erecta	B	C	C	C	B	—	C	—	C	—	C
Rumex thyrsiflorus	B	C	C	—	—	—	—	—	—	—	—
Goniolimon speciosum	C	—	B	B	C	C	—	C	B	B	—
Stevenia cheiranthoides	C	C	C	C	C	B	—	—	C	—	B
Veronica incana	C	C	B	—	C	B	B	—	C	B	B
Schizonepeta multifida	C	C	A	B	B	B	—	C	B	—	B
Peucedanum baicalense	A	A	A	C	B	B	B	A	C	A	C
Scabiosa ochroleuca	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sedum hybridum	C	—	C	—	—	B	—	—	—	—	—
Potentilla bifurca	C	C	—	—	—	—	B	—	C	—	—
Ephedra monosperma	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Oxytropis argentata	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Orostachys spinosa	C	B	B	C	C	B	C	—	C	B	B
Thalictrum foetidum	C	—	C	—	C	B	B	C	B	B	B
Dianthus versicolor	C	C	B	C	B	C	—	C	C	C	C
Galium verum	C	B	B	—	B	B	A	C	B	C	C
Potentilla sericea	B	B	—	C	—	—	B	C	B	B	C
Thymus minussinensis	C	B	B	B	A	A	A	B	B	—	B
Patrinia intermedia	C	—	C	—	—	—	—	—	—	—	—
Bupleurum scorzonerifolium	B	—	C	—	—	B	—	C	—	—	C
Euphorbia discolor	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Arctogeron gramineum	B	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Youngia tenuifolia	B	B	A	C	B	B	—	A	C	A	A
Stipa krylovii	B	—	—	C	—	C	B	A	—	—	A
Adenophora stenanthina	B	—	—	—	—	—	—	—	—	—	C
Aster alpinus	B	—	C	—	A	C	—	B	—	—	—
Androsace septentrionalis	C	C	—	—	C	—	C	—	C	C	C
Allium vodapjanovae	C	—	—	—	—	—	—	—	C	—	—
Iris ruthenica subsp. *brevituba*	C	—	—	—	—	B	—	B	—	C	C
Oxytropis campanulata	B	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Astragalus adsurgens	B	—	—	—	C	—	—	—	—	—	—
Leontopodium ochroleucum	C	—	—	—	—	C	C	C	B	C	C
Potentilla acaulis	C	—	—	C	—	—	B	C	B	C	B
Eritrichium jenisseense	C	—	—	—	C	—	—	—	—	—	C
Silene repens	C	—	—	—	—	—	—	—	C	—	C
Scorzonera radiata	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Phleum phleoides	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Minuartia verna	C	—	—	—	—	C	—	—	—	—	—
Alyssum obovatum	C	—	C	—	—	B	C	C	C	C	—
Cotoneaster melanocarpus	C	—	—	—	—	C	—	—	—	—	—
Grossularia acicularis	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rubus idaeus	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Urtica cannabina	C	—	—	—	—	—	C	—	—	—	—
Carex supina subsp. *korschinskyi*	—	B	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Patrinia rupestris	—	B	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Heteroppapus altaicus	—	C	C	C	C	C	—	B	—	—	—
Festuca valesiaca	—	B	—	B	—	—	C	—	—	—	—
Agrostis vinealis	—	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Виды	Местообитания										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Coluria geoides	—	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Elytrigia lolioides	—	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Woodsia ilvensis	—	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Silene jenisseensis	—	C	C	—	—	—	—	B	B	—	B
Draba nemorosa	—	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Hieracium umbellatum	—	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Papaver nudicaule	—	—	C	—	B	—	—	—	—	—	—
Allium stellerianum	—	—	C	—	—	—	—	—	—	—	—
Iris humilis	—	—	C	—	—	—	—	—	—	—	—
Delphinium grandiflorum	—	—	B	—	B	C	C	C	B	B	—
Eritrichium pectinatum	—	—	C	—	—	—	—	C	C	B	—
Potentilla tanacetifolia	—	—	C	—	C	—	—	—	C	—	—
Leontopodium campestre	—	—	B	—	B	—	—	—	—	—	—
Patrinia sibirica	—	—	C	—	—	B	—	—	—	C	—
Trifolium lupinaster	—	—	C	—	—	—	—	—	—	—	—
Lychnis sibirica	—	—	C	—	—	—	—	—	—	—	—
Scutellaria scordiifolia	—	—	C	—	B	—	C	C	B	—	B
Cerastium arvense	—	—	C	—	—	—	B	—	—	B	—
Phlomis tuberosa	—	—	—	—	C	—	—	—	—	—	—
Artemisia laciniata	—	—	C	—	—	C	A	—	—	—	—
Phlox sibirica	—	—	C	—	—	C	—	C	—	—	—
Gentiana decumbens	—	—	C	—	C	C	—	—	C	C	C
Campanula rotundifolia	—	—	C	—	B	B	—	C	—	—	—
Carex pediformis	—	—	B	—	—	C	—	—	—	A	—
Caragana pygmaea	—	—	C	A	C	C	B	—	A	B	C
Gypsophila patrinii	—	—	—	C	—	—	—	A	C	C	C
Veronica pinnata	—	—	—	C	—	C	—	—	—	B	C
Scabiosa ochroleuca	—	—	—	C	—	C	B	B	—	—	—
Stipa baicalensis	—	—	—	C	—	—	—	—	—	—	—
Bupleurum bicaule	—	—	—	C	B	—	B	—	C	—	—
Erysimum flavum	—	—	—	C	—	—	—	—	—	—	—
Sanguisorba officinalis	—	—	—	—	B	C	—	—	—	—	C
Gentianella amarella	—	—	—	—	C	B	—	—	—	—	—
Gentiana squarrosa	—	—	—	—	C	C	—	—	C	C	C
Peucedanum vaginatum	—	—	—	—	C	—	—	—	—	—	—
Oxytropis muricata	—	—	—	—	B	—	—	—	C	—	C
Potentilla multifida	—	—	—	—	B	B	—	—	—	—	—
Androsace dasyphylla	—	—	—	—	B	—	B	C	C	B	B
Noccaea cochleariformis	—	—	—	—	C	—	—	—	—	—	C
Senecio ambraceus	—	—	—	—	A	C	C	—	C	B	—
Thalictrum petaloideum	—	—	—	—	C	C	—	—	C	—	—
Stipa capillata	—	—	—	—	C	—	—	—	—	—	—
Allium strictum	—	—	—	—	C	—	—	—	—	—	—
Pulsatilla multifida	—	—	—	—	C	—	—	—	—	—	—
Dendranthema zawadskyi	—	—	—	—	C	—	B	C	C	—	B
Hedysarum turczaninovii	—	—	—	—	C	—	—	C	—	—	—
Campanula sibirica	—	—	—	—	—	C	—	C	—	—	—
Linaria vulgaris	—	—	—	—	—	C	—	—	—	—	—
Euphrasia stricta	—	—	—	—	—	C	—	—	—	—	—
Gentianopsis barbata	—	—	—	—	—	C	—	—	—	—	—
Hedysarum gmelini subsp. *setigerum*	—	—	—	—	—	C	C	B	C	—	C
Viola dissecta	—	—	—	—	—	—	C	C	C	—	C
Achillea millefolium	—	—	—	—	—	—	A	—	—	—	—
Taraxacum stenolobum	—	—	—	—	—	—	C	—	C	B	—
Fragaria viridis	—	—	—	—	—	—	C	—	—	—	—
Lepidium densiflorum	—	—	—	—	—	—	C	—	—	—	—
Heteropappus tataricum	—	—	—	—	—	—	C	—	—	—	—
Allium tuvinicum	—	—	—	—	—	—	C	—	—	—	—
Thalictrum simplex	—	—	—	—	—	—	C	—	—	—	—
Carduus crispus	—	—	—	—	—	—	C	—	—	—	—

Виды	Местообитания										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Kobresia filifolia	—	—	—	—	—	—	—	A	—	—	—
Leibnitzia anandria	—	—	—	—	—	—	—	A	—	—	C
Onosma simplicissima	—	—	—	—	—	—	—	B	—	—	—
Polygala tenuifolia	—	—	—	—	—	—	—	C	—	—	C
Euphorbia subcordata	—	—	—	—	—	—	—	C	—	—	—
Oxytropis nuda	—	—	—	—	—	—	—	C	—	C	—
Pulsatilla turczaninovii	—	—	—	—	—	—	—	C	—	—	B
Chenopodium aristatum	—	—	—	—	—	—	—	C	C	C	C
Orobanche sp.	—	—	—	—	—	—	—	C	—	—	—
Linaria altaica var. *debilis*	—	—	—	—	—	—	—	C	—	—	—
Adenophora rupestris	—	—	—	—	—	—	—	C	—	—	—
Fallopia convolvulus	—	—	—	—	—	—	—	C	—	—	—
Astragalus ionae	—	—	—	—	—	—	—	—	B	—	—
Geranium sibiricum	—	—	—	—	—	—	—	—	B	—	—
Oxytropis reverdattoi	—	—	—	—	—	—	—	—	C	—	—
Lappula consanguinea	—	—	—	—	—	—	—	—	B	C	—
Dracocephalum discolor	—	—	—	—	—	—	—	—	C	—	C
Androsace lactiflora	—	—	—	—	—	—	—	—	C	—	—
Artemisia glauca	—	—	—	—	—	—	—	—	—	B	—
Potentilla longifolia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	B	—
Phlojodicarpus sibiricus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	B	—
Senecio integrifolius	—	—	—	—	—	—	—	—	—	B	C
Plantago depressa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	C	C
Alyssum lenense	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	B
Valeriana officinalis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	C
Panzeria lanata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	C
Allium ramosum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	C
Linum perenne	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	C

Примечание. Обилие по шкале Друдэ: A — cop, B — sp, C — sol. Местообитания: 1 — окр. с. Ефремкино, каменистая степь; 2 — окр. с. Ефремкино, каменистые обнажения; 3 — южное побережье оз. Иткуль, гранитная гряда, каменистая степь; 4 — окр. оз. Иткуль, каменистая степь; 5 — там же, каменистая степь; 6 — окр. оз. Доможак, северо-восточное побережье, щебнистая степь; 7 — долина р. Белый Июс, в 6 км от с. Трошкино, каменистая степь; 8 — окр. оз. Доможак, южное побережье, щебнистая степь; 9 — долина р. Белый Июс, в 6 км от с. Трошкино, каменистая степь; 10 — окр. с. Фыркал, каменистая степь; 11 — долина р. Белый Июс, левобережье, гора Сундук, щебнистая степь.

видами степного пояса, такими как *Koeleria cristata, Poa botryoides, Elytrigia geniculata, Artemisia commutata, A. frigida* и др., в местообитаниях *Erodium tataricum* отмечены собственно гляциальные и перигляциально-степные реликты. В числе первых находятся *Gentiana decumbens, Patrinia sibirica, Papaver nudicaule, Minuartia verna, Noccaea cochleariformis, Scorzonera radiata, Kobresia filifolia*; в числе вторых — *Potentilla sericea, P. acaulis, Chamaerhodos erecta, Androsace dasyphylla, Heteropappus altaicus, Arctogeron gramineum, Pulsatilla ambigua, Erysimum flavum*. Неповторимый облик данным местообитаниям придают эндемичные виды Приенисейских степей (*Astragalus ionae, Eritrichium jenisseense*) и эндемики Хакасских степей (*Erodium tataricum, Adenophora rupestris, Oxytropis nuda, O. reverdattoi*). Таким образом, ассоциации ценокомплекса *Erodium tataricum*, представляющие разные варианты каменистой мелкодерновинной степи, с одной стороны, родственны мелкодерновинным центрально-монгольским степям, находящимся в Хакасии на северном пределе распространения, с другой стороны, значительно обогащены неоэндемиками, которые, как убедительно показывает А. В. Положий (1972) на примере бобовых, связаны своим происхождением с мощным автохтонным центром видообразования, существовавшим в голоцене в Хакасских степях.

Для выяснения характера эндемизма *E. tataricum* требуются дополнительные исследования. Однако отсутствие родственных видов не только в Хакасии, но и

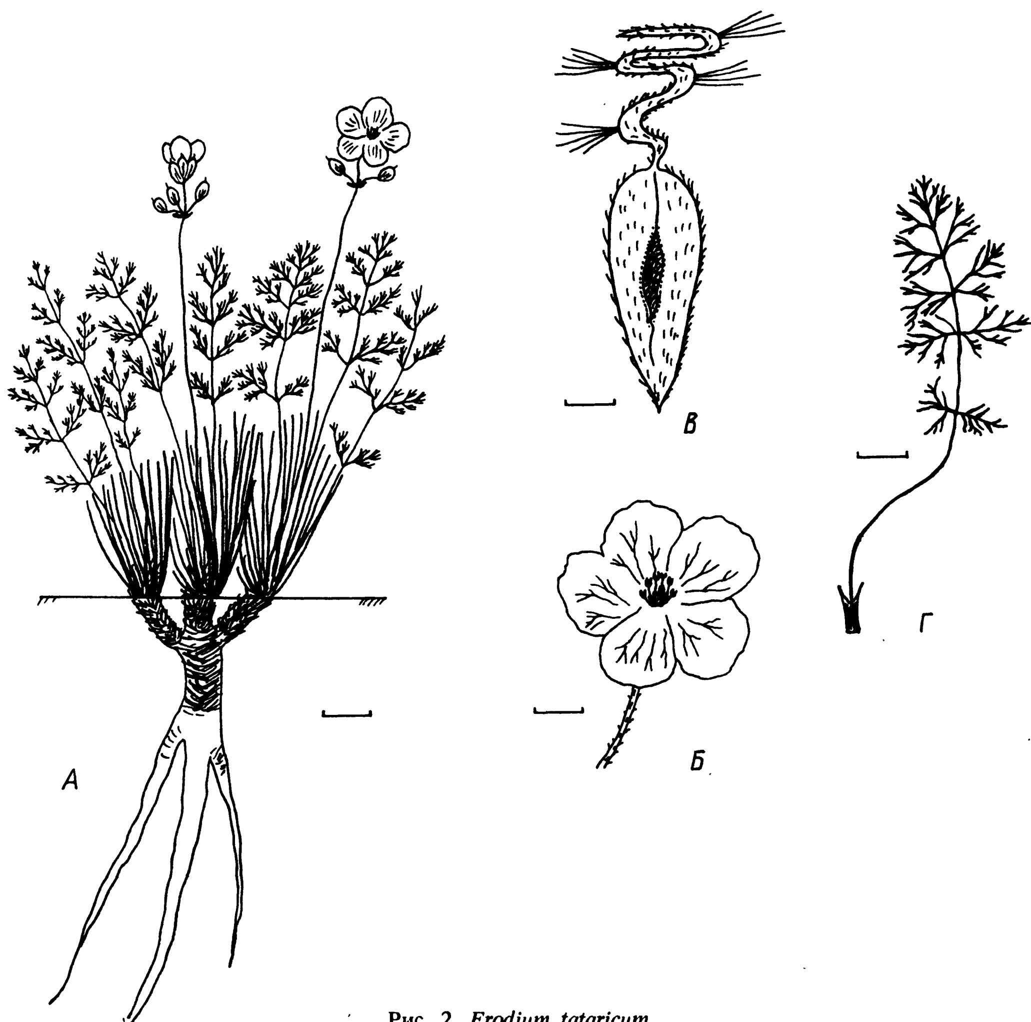


Рис. 2. *Erodium tataricum.*

А — общий габитус, *Б* — цветок, *В* — мерикарпий, *Г* — розеточный лист. Масштабная линейка: *А*, *Г* — 10; *Б* — 5; *В* — 1 мм.

на территории Южной Сибири[4] свидетельствует в пользу палеоэндемизма *E. tataricum*.

В целом эколого-ценотические особенности *E. tataricum* характеризуются узкой экологической нишей и нешироким спектром ассоциаций ценокомплекса.

По биоморфе *E. tataricum* — многолетнее травянистое розеточное корневищно-стержнекорневое поликарпическое растение. Гемикриптофит.

Все растение прижатоволосистое, с белым опушением. Образует укороченные розеточные побеги и пазушные цветоносы (рис. 2). Розеточные побеги в числе 1—8 несут 4—8 листьев 5—10 см дл. Листья в очертании продолговатые, дважды-перисторассеченные; доли 2-го порядка около 1 мм шир., цельные, зубчатые

[4] Из видов этого рода, распространенных на территории СНГ, наиболее близким к *Erodium tataricum* по морфологии является *E. tibetanum* Edgew. — центральноазиатский вид (Памир, Гоби, Тибет, Гималаи), приуроченный к каменистым местообитаниям (Введенский, 1949).

или асимметрично рассеченные. Листовые пластинки на равных по длине черешках, которые в нижней части имеют пленчатые влагалища 0.5—1 см дл. Цветоносы в числе 2—4 (максимум — 15), 6—10 см выс., редко до 12 см. Покрыты редкими волосками, на верхушке несут зонтичное соцветие из 2—6 цветков. Цветки крупные, 2.0—3.2 см в диам., обоеполые, с двойным околоцветником. Чашечка раздельнолистная, из 5 чашелистиков, имеющих на верхушке короткое остроконечие. Венчик раздельнолепестный, фиолетово-пурпуровый. Тычинок 10 (5 из них не имеют пыльников). Гинецей синкарпный, завязь верхняя, состоит из 5 плодолистиков. Из 2 семязачатков каждого плодолистика 1 развивается в семя. Плод — стеригма, вскрывается по созревании 5 створками по вытянутым щелям. Семена мелкие, удлиненные, 1—1.5 мм дл., коричневые, с прилегающими свернуто-сложенными семядолями. Зародыш согнутый, корешок прилегает к спинке одной из семядолей. Эндосперм в виде тонкого слоя (Каден, 1964). Масса 100 штук семян — 0.8 г.

По строению подземных органов *E. tataricum* является корневищностержнекорневым растением (рис. 2). Корневище эпигеогенного происхождения, ортотропное, 2—5 см дл., 0.5—1.5 см в диам. Корневище значительно утолщено за счет остатков влагалищ отмерших листьев, сохраняющихся длительное время. Нарастает корневище моноподиально, образуя в зрелом возрасте до 4—6 побегов (моноподиев) 2-го порядка. Главный корень достигает 12—20 см дл. и 0.5—1 см в диам., имеет 3—4 боковых корня, как правило, растущих плагиотропно. Корни (главный и боковые) мясистые, неравномерно утолщенные за счет слабого развития механических элементов. Цвет подземных органов темно-бурый. Пробка легко слущивается, обнажая пробковую кожицу ярко-малинового цвета.

Большой жизненный цикл *E. tataricum* включает в себя 9 возрастных состояний: семена (*sm*)—проростки (*p*)—ювенильные растения (*j*)—имматурные (*im*)—виргинильные (*v*)—молодые генеративные (g_1)—средневозрастные генеративные (g_2)—старые генеративные (g_3)—сенильные (*s*).

Проростки появляются в середине мая. Семядоли 2—2.3 см дл., имеют черешок до 1.7 см дл. и пластинку яйцевидной формы, 3—4 мм шир. Через 5—7 дней семядоли засыхают, формируется 1-й лист, по строению аналогичный листу взрослого растения, но меньших размеров (1.5 см дл.) и менее рассеченный (3—4 первичные доли) (рис. 3). Ювенильные растения формируют в 1-й год одиночную розетку из 3—4 листьев 2—2.5 см дл. Гипокотиль достигает 1 см дл. Главный корень уходит вглубь на 6—8 см, диаметр его в базальной части 0.5—0.7 мм (рис. 3). В ювенильном состоянии растение находится 1—2 года. Имматурные растения имеют 1 розетку из 4—5 листьев 3—4.5 см дл. Корневище ортотропное, 3—4 мм дл. и 3 мм в диам. Главный корень достигает 8—9 см дл. и 4 мм в диам. Абсолютный возраст 3 года. Виргинильные растения также формируют одиночную розетку из 4—6 листьев до 10 см дл. Корневище нарастает медленно, не превышает 5 см дл. и 3 мм в диам. Абсолютный возраст 4—5 лет.

E. tataricum в возрасте около 5 лет переходит в генеративное состояние. Молодые генеративные особи формируют 1 вегетативную розетку и 1—2 цветоноса в пазухах листьев. Цветоносы достигают 6—8 см выс. и несут в соцветии 2—5 цветков. Вегетативная розетка состоит из 6—8 листьев, достигающих 8—10 см дл. Моноподий 1-го порядка немного утолщается (до 4 мм) и удлиняется (до 8 см).

В средневозрастном генеративном состоянии у журавельника начинается моноподиальное ветвление корневища за счет роста боковых почек. Надземные побеги, формирующиеся из боковых почек, аналогичны по размерам верхушечному. С возрастом наблюдается увеличение числа побегов (вегетативных розеток и цветоносов), размеры их и число цветков на цветоносах практически не изменяются. Корневище представлено 1 моноподием 1-го и 1—2 моноподиями 2-го порядков.

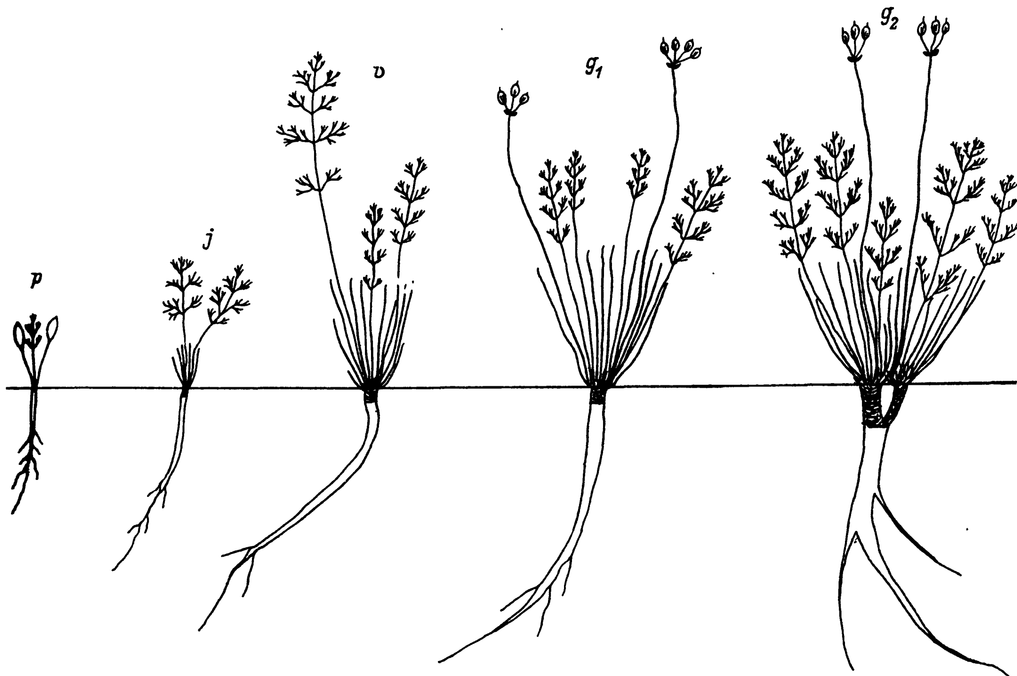


Рис. 3. Возрастные состояния *Erodium tataricum*.
Объяснения в тексте.

Старые генеративные особи образуют до 6—12 вегетативных побегов и 8—12 (15) цветоносов. Корневище мощное, разветвленное. Моноподий 1-го порядка достигает 1—1.5 см дл. и 1.3—1.7 см в диам. Моноподии 2-го порядка в числе 4—7, до 1—1.5 см дл. Главный корень достигает 15—25 см дл., утолщен в базальной части до 0.8—1.0 см, имеет 4—6 боковых корней. В этом возрасте начинается старение подземных органов: слущивается пробка, отмирают сердцевина и большая часть ксилемы. Старческой партикуляции не происходит.

Постгенеративный период журавельника татарского очень кратковременный. Особи этого вида длительное время находятся в генеративном состоянии и затем быстро отмирают. Сенильные растения по существу представляют собой полуразложившиеся куски корневищ без надземных побегов.

Судя по абсолютному возрасту старых генеративных особей, который был определен анатомическим способом и составил 12 лет, длительность онтогенеза журавельника не превышает 15 лет.

E. tataricum выделяется среди растений степных сообществ. Это длительновегетирующее растение с растянутым периодом цветения. Он начинает вегетацию в начале мая и заканчивает ее в 3-й декаде сентября. Цветение журавельника наблюдается в течение почти всего периода вегетации — с середины мая до 3-й декады августа—1-й декады сентября. Это происходит благодаря тому, что цветки на цветоносах одной особи распускаются неодновременно. В середине лета можно наблюдать такую картину: одно растение проходит сразу несколько фаз вегетации (бутонизацию, цветение и плодоношение).

Размножение *E. tataricum* осуществляется семенным путем. Каких-либо приспособлений к вегетативному размножению не наблюдается, отсутствует старческая партикуляция особей. В генеративный период растение вступает в возрасте 5 лет и находится в нем в течение 7—10 лет. Ежегодно образуются цветоносы в числе от 1—2 (у молодых особей) до 8—15 (у старых). Перерывов в цветении в ходе

генеративного периода не отмечено. На каждом цветоносе образуется от 2 до 5 цветков (в среднем 3.3) и 15—18 семян (в среднем 16.5). Число цветоносов на 1 м^2 колеблется от 6 до 50 (при числе генеративных особей 2—5 экз./м^2), в среднем этот показатель составляет 20.2. Урожай семян журавельника — 333.3 шт./м^2, или 2.67 г/м^2. Успешность семенного возобновления журавельника во многом зависит от экологических условий, наличия крупных камней, сыпучего субстрата. В щебнистых степях, где почва сильно задернована осоками, молодые особи этого вида практически не встречаются. В процветающих полночленных популяциях *E. tataricum* ежегодно образуется 0.4 проростка на 1 м^2.

Ценопопуляции *E. tataricum* нормального полночленного типа имеют правосторонние возрастные спектры с максимумами на генеративных растениях. В процветающих ценопопуляциях доля молодых растений составляет 25—30%, преобладают молодые и средневозрастные генеративные особи. Часто наблюдаются и стареющие ценопопуляции с максимумом в возрастном спектре старых генеративных (g_3) растений и слабым участием молодых. Повсеместно наблюдается незначительное участие (1%) сенильных растений или их отсутствие. Это объясняется длительным пребыванием особей журавельника в генеративном периоде и последующим за ним быстрым отмиранием.

Пространственная структура ценопопуляций *E. tataricum* обусловлена пространственной организацией особи (моноцентрическая биоморфа) и характером семенного возобновления. Это растение очень редко встречается в виде одиночных особей. Как правило, особи журавельника образуют скопления (микропопуляции) площадью 4—20 м^2. Так, в окр. с. Ефремкино в пределах одной сопки было отмечено до 10 микропопуляций. Особенно успешно осуществляется семенное размножение при наличии крупных камней или сыпучего субстрата (песчаная почва с дресвой).

E. tataricum относится к видам с низкой биологической продуктивностью (вегетативной). Основную биомассу популяции составляют генеративные особи. Биомасса 1 особи составляет около 1.7 г (возд.-сух. масса): у растений g_1 — 0.5—1.6, g_2 — 1.0—1.7, g_3 — 2.0—6.3 г. Биомасса ценопопуляции невелика — около 2 г/м^2, в местах скопления растений она может достигать 15 г.

Таким образом, современное состояние *E. tataricum* можно оценить как нормальное: практически не происходит сокращения ареала (или оно идет медленно); популяции нормального полночленного типа, со значительным участием (20—30%) молодых особей; растения, достигшие генеративного состояния, регулярно цветут и плодоносят в течение длительного генеративного периода; регулярно осуществляется семенное размножение. Однако наряду с положительными признаками для современного состояния этого вида характерно следующее: неширокое географическое распространение — в основном в пределах Июсо-Ширинских степей; узость экологической ниши (ксерофит, петрофит) и неширокий спектр ассоциаций ценокомплекса (каменистые мелкодерновинные степи), что позволяет отнести *E. tataricum* к весьма уязвимым видам, особенно принимая во внимание чрезмерный выпас скота в районе обитания вида. Вид нуждается в государственной охране. Некоторые его местообитания (в окр. озер Шира и Иткуль) будут охраняться на территории Хакасского степного заповедника, созданного в 1991 г. Необходима повсеместная охрана его местообитаний. Требуются специальные меры по сохранению небольшого числа популяций этого вида в окр. с. Ефремкино.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вахрамеева М. Г., Куликова Г. Г. Проблемы охраны растительного мира // Итоги науки и техн. ВИНИТИ. Сер. Ботаника. 1991. Т. 11. С. 3—198. — *Введенский А. И.* Журавельник — *Erodium* L'Hér. // Флора СССР. Т. 14. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 63—72. — *Вылцан Н. Ф.* Сем. *Geraniaceae* // Флора Красноярского края. Вып. 7-8. Томск: Изд-во

Томск. гос. ун-та, 1977. С. 1—7. — *Каден И. Н.* Морфология плода гераниевых // Науч. докл. высш. школы. Сер. биол. науки. 1964. № 4. С. 97—102. — *Красная* книга РСФСР (растения). М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с. — *Положий А. В.* К познанию истории развития современных флор в Приенисейской Сибири // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972. С. 136—144. — *Растительный* покров Хакасии. Новосибирск: Наука, 1976. 423 с. — *Редкие* и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 224 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Черепнин Л. М.* Флора южной части Красноярского края. Вып. 4. Красноярск: Кн. изд-во, 1963. 325 с. — *Шипчинский И. В.* Заметки об *Erodium tataricum* Willd. // Изв. С.-Петербургского бот. сада. 1918. Т. 18. С. 1—4. — *Юрцев Б. А.* Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 305—313.

Научно-исследовательский институт
биологии и биофизики Томского
университета

Получено 15 IX 1992

УДК 582.33 (571.651)

О. М. Афонина, Й. Дуда

ПЕЧЕНОЧНЫЕ МХИ ЧУКОТКИ

O. M. AFONINA, J. DUDA. LIVERWORTS OF CHUKOTKA

Обобщены результаты изучения флоры печеночных мхов Чукотки, для которой в настоящее время известно 180 видов. Для каждого таксона указаны встречаемость, распространение в пределах исследуемой территории и приуроченность к типам местообитаний.

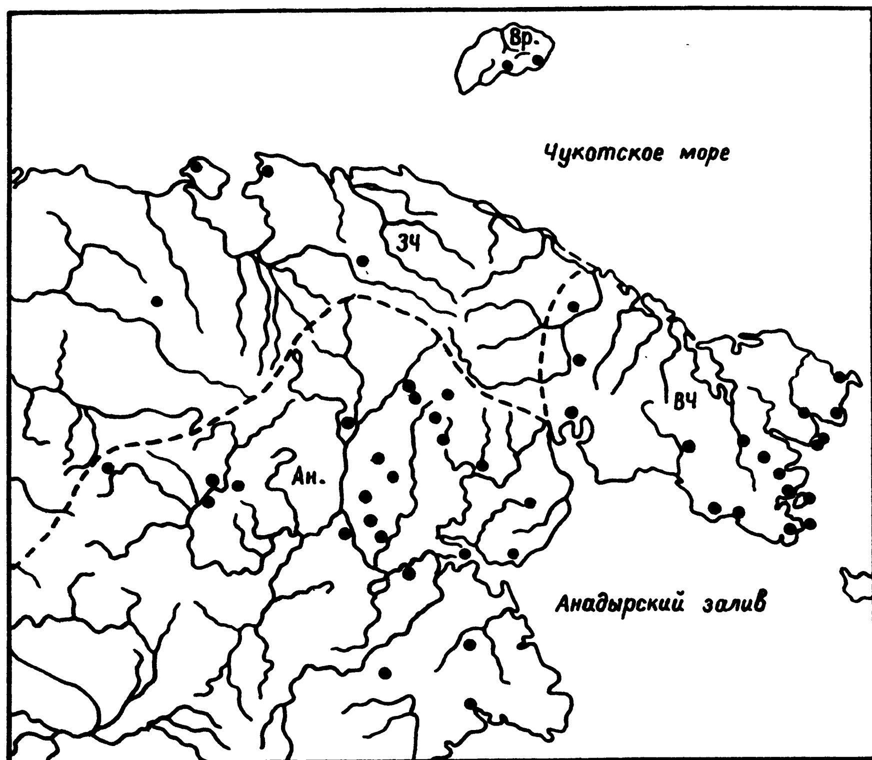
Приведенный список печеночных мхов является результатом многолетних бриофлористических исследований на Чукотке. Специальное изучение мохообразных в этом регионе было начато в 1969 г. О. М. Афониной, собравшей большую коллекцию печеночных мхов, обработка которой выполнена главным образом чешским гепатикологом Й. Дуда. Ранее о печеночных мхах этого района имелись крайне неполные сведения и касались они в основном побережья Чукотки и о-ва Врангеля (Arnell, 1917; Городков, 1939, 1958; Абрамова, 1956; Kuc, 1966).

Территория Чукотки включает в себя 4 крупных географических региона: о-в Врангеля (Вр.), Западную Чукотку (ЗЧ), Восточную Чукотку, или Чукотский п-ов (ВЧ), бассейн р. Анадырь (Ан.) (см. рисунок).

Наиболее полно изученной в настоящее время является бриофлора Восточной Чукотки, где было обследовано 18 географических пунктов. Результаты обработки сборов печеночных мхов Чукотского п-ова были опубликованы в серии статей (Абрамова и др., 1974, 1976, 1980, 1982, 1987; Афонина, 1976; Афонина, Макарова, 1981), а затем обобщены в отдельной работе А. Л. Абрамовой с соавт. (1985), с учетом данных А. Л. Жуковой, А. Е. Катенина (1975, 1976) и Р. Н. Шлякова (1975, 1976, 1979а, б, 1980а, б, 1981, 1982). К настоящему времени для этой территории известно 156 видов печеночных мхов.

В бассейне р. Анадырь бриофлористические работы проводились в течение нескольких полевых сезонов. Было обследовано 24 географических пункта. Следует отметить, что эта территория значительно больше Чукотского п-ова и в целом изучена недостаточно полно, особенно ее юго-западная часть. Для бассейна р. Анадырь выявлено 125 видов печеночных мхов (Афонина, Дуда, 1983, 1987, 1989).

Изучение бриофлоры о-ва Врангеля проводилось в течение 2 полевых сезонов, собран материал по 2 локальным флорам и проведены маршрутные исследования в северо-западной части острова. До этого флора печеночных мхов на о-ве



Районы бриофлористических исследований на Чукотке.

Вр. — о-в Врангеля, ЗЧ — Западная Чукотка, ВЧ — Восточная Чукотка, или Чукотский п-ов, Ан. — бассейн р. Анадырь. Черными точками отмечены пункты сбора материала.

Врангеля изучалась Жуковой (1987), а более ранние сведения содержатся в работе Б. Н. Городкова (1958). С учетом всех имеющихся данных в настоящее время для о-ва Врангеля известно 86 видов печеночных мхов (Афонина, Дуда, 1988).

Наиболее слабо изученной в бриологическом отношении остается Западная Чукотка. Здесь были обследованы 2 локальные флоры и в 2 географических пунктах проведены кратковременные сборы мхов. Некоторые сведения о печеночных мхах Западной Чукотки с мыса Якан и мыса Шмидта имеются в работах H. Arnell (1917) и Городкова (1939). Во флоре печеночных мхов этого района в настоящее время насчитывается 72 вида (Афонина, Дуда, 1992).

На основании данных, полученных по 4 регионам, был составлен общий список печеночных мхов Чукотки, который включает в себя 180 видов, относящихся к 57 родам и 29 семействам. Для сравнения можно указать, что во флоре печеночных мхов арктической Аляски насчитывается 135 видов (Steere, Inoue, 1978), Западной Гренландии — 138 (Schuster, Damsholt, 1974), Мурманской обл. — 169 (Шляков, Константинова, 1982) и во флоре Таймырского п-ова — 134 вида (устное сообщение А. Л. Жуковой).

Таксономический состав флоры печеночных мхов Чукотки

1. *Aytoniaceae* (2/6)
    1. *Mannia* (4)
    2. *Asterella* (2)
2. *Conocephalaceae* (1/1)
    3. *Conocephalum* (1)
3. *Cleveaceae* (3/3)
    4. *Peltolepis* (1)
    5. *Sauteria* (1)
    6. *Athalamia* (1)
4. *Marchantiaceae* (3/4)
    7. *Bucegia* (1)
    8. *Preissia* (1)
    9. *Marchantia* (2)
5. *Ricciaceae* (1/3)
    10. *Riccia* (3)
6. *Metzgeriaceae* (1/1)
    11. *Apometzgeria* (1)
7. *Aneuraceae* (1/1)
    12. *Aneura* (1)
8. *Pelliaceae* (1/3)
    13. *Pellia* (3)
9. *Pallaviciniaceae* (2/2)
    14. *Moerckia* (1)
    15. *Calycularia* (1)
10. *Blasiaceae* (1/1)
    16. *Blasia* (1)
11. *Codoniaceae* (1/1)
    17. *Fossombronia* (1)
12. *Lophoziaceae* (7/46)
    18. *Tetralophozia* (1)
    19. *Barbilophozia* (7)
    20. *Lophozia* (27)
    21. *Gymnocolea* (1)
    22. *Sphenolobopsis* (1)
    23. *Anastrophyllum* (4)
    24. *Tritomaria* (6)
13. *Jungermanniaceae* (5/20)
    25. *Jamesoniella* (2)
    26. *Mylia* (3)
    27. *Jungermannia* (10)
    28. *Nardia* (4)
    29. *Cryptocolea* (1)
14. *Mesoptychiaceae* (1/1)
    30. *Mesoptychia* (1)
15. *Gymnomitriaceae* (3/12)
    31. *Marsupella* (7)
    32. *Gymnomitrion* (4)
    33. *Prasanthus* (1)
16. *Arnelliaceae* (1/1)
    34. *Arnellia* (1)
17. *Plagiochilaceae* (1/2)
    35. *Plagiochila* (2)
18. *Geocalycaceae* (4/5)
    36. *Lophocolea* (1)
    37. *Chiloscyphus* (2)
    38. *Geocalyx* (1)
    39. *Harpanthus* (1)
19. *Scapaniaceae* (3/31)
    40. *Diplophyllum* (3)
    41. *Macrodiplophyllum* (2)
    42. *Scapania* (26)
20. *Cephaloziellaceae* (1/8)
    43. *Cephaloziella* (8)
21. *Cephaloziaceae* (4/12)
    44. *Cephalozia* (7)
    45. *Cladopodiella* (1)
    46. *Pleurocladula* (1)
    47. *Odontoschisma* (3)
22. *Antheliaceae* (1/2)
    48. *Anthelia* (2)
23. *Lepidoziaceae* (1/1)
    49. *Lepidozia* (1)
24. *Calypogeiaceae* (2/6)
    50. *Metacalypogeia* (1)
    51. *Calypogeia* (5)
25. *Pseudolepicoleaceae* (2/2)
    52. *Pseudolepicolea* (1)
    53. *Blepharostoma* (1)
26. *Ptilidiaceae* (1/1)
    54. *Ptilidium* (1)
27. *Herbertaceae* (1/1)
    55. *Herbertus* (1)
28. *Radulaceae* (1/2)
    56. *Radula* (2)
29. *Frullaniaceae* (1/1)
    57. *Frullania* (1)

Примечание. Числа в скобках для семейств: в числителе — количество родов, представленных в данном семействе, в знаменателе — количество видов; для родов — количество видов.

В приводимом далее списке печеночных мхов Чукотки для каждого таксона указаны географические районы, в которых он встречается, частота встречаемости в пределах всей Чукотки дана по 5-балльной оценке (очень часто — вид распространен повсеместно; часто — встречается почти в каждом пункте; нечасто —

вид имеет 6—12 местонахождений; редко — 4—5 местонахождений; очень редко — 1—3 местонахождения). Цифрами и буквами обозначены основные типы местообитаний данного таксона: 1 — осоково-сфагновые болота; 2 — сырые осоково-моховые группировки: а) по берегам ручьев, б) по берегам озер, в) в ложбинах стоков, г) вокруг термальных источников; 3 — сырые осоково-пушицево-моховые тундры; 4 — пятнистые кустарничково-моховые тундры: а) ацидофильные, б) кальцефильные; 5 — сырые ивнячково-разнотравно-моховые тундры; 6 — кустарничково-разнотравно-моховые тундры: а) ацидофильные, б) кальцефильные; 7 — нивальные сообщества: а) ивнячково-моховые, б) луговые, в) мохово-лишайниковые на каменистых склонах; 8 — каменистые и щебнистые кустарничковые мохово-лишайниковые тундры: а) ацидофильные, б) кальцефильные; 9 — берега ручьев и озер: а) задернованные, б) незадернованные, в) галечники; 10 — камни в воде рек и ручьев (постоянно погруженные в воду и временно затопляемые); 11 — ивняки: а) пойменные, б) в ложбинах стоков и вдоль ручьев, в) нивальные, г) склоновые; 12 — ольховники: а) по берегам ручьев, б) сфагновые, в) на каменистых и щебнистых склонах; 13 — ерники сфагновые; 14 — заросли кедрового стланика; 15 — каменистые и щебнистые осыпи; 16 — выходы коренных пород; 17 — скалы: а) сухие, б) влажные; 18 — чозениевые и тополевые рощи; 19 — разреженные лиственничники; 20 — участки с нарушенным растительным покровом: а) эрозионные берега ручьев и озер, б) зоогенные группировки.

Семейства и роды в списке приведены по системе, принятой R. Grolle (1983), в конце списка даны синонимы, под которыми отдельные таксоны указывались в литературе для Чукотки, и исключенные таксоны. Некоторые образцы, вызывавшие сомнения по тем или иным причинам, были пересмотрены, а в ряде случаев переопределены Р. Н. Шляковым и А. Д. Потемкиным. В результате несколько таксонов, указываемых ранее для Чукотки, из настоящего списка исключено, а ряд таксонов приведен согласно определениям А. Д. Потемкина, в таких случаях в списке сделаны сноски. Пользуясь случаем, выражаем искреннюю признательность Р. Н. Шлякову и А. Д. Потемкину за помощь и ценные советы.

Порядок *Marchantiales*

Сем. *Aytoniaceae* Cavers

Род *Mannia* Opiz

Подрод *Mannia*

M. pilosa (Hornem.) Frye et Clark. — ВЧ, Ан. Редко: 3, 7а, 9б, 17а.
M. sibirica (K. Muell.) Frye et Clark. — Вр. Очень редко: 7в, 8б.
M. triandra (Scop.) Grolle. — Вр., ВЧ, Ан. Нечасто: 7б, 8б, 12в, 16, 17а.

Подрод *Xeromannia* Grolle

M. fragrans (Balbis) Frye et Clark. — ЗЧ, Ан. Очень редко: 8б, 12в.

Род *Asterella* P. Beauv.

Подрод *Asterella*

A. gracilis (F. Web.) Underw. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Нечасто: 4б, 6б, 7а, 8б, 11б, 16, 17.

Подрод *Phragmoblepharis* Grolle

A. saccata (Wahlenb.) Evans. — Ан. Очень редко: 8б.

Сем. *Conocephalaceae* K. Muell. ex Grolle

Род *Conocephalum* Hill

C. japonicum (Thunb.) Grolle. — ВЧ. Очень редко: 17а.

Сем. *Cleveaceae* Cavers

Род *Peltolepis* Lindb.

P. quadrata (Saut.) K. Muell. — ВЧ, Ан. Очень редко: 4б, 17б.

Род *Sauteria* Nees

S. alpina (Nees) Nees. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Нечасто: 7а, 11а, 15, 17б.

Род *Athalamia* Falconer

A. hyalina (Sommerf.) Hatt. — ВЧ. Редко: 3, 17б.

Сем. *Marchantiaceae* (Bisch.) Lindley

Род *Bucegia* Radian

B. romanica Radian. — Вр., ВЧ. Очень редко: 4б, 7в, 15.

Род *Preissia* Corda

P. quadrata (Scop.) Nees. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 4б, 6б, 7а, б, 11б, 12а, 15, 16, 17а, б.

Род *Marchantia* L.

M. alpestris (Nees) Burgeff. — Вр., ВЧ. Очень редко: 8б.
M. polymorpha L. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 2в, 5, 11а, 12а, в.

Сем. *Ricciaceae* Reichenb.

Род *Riccia* L.

Подрод *Ricciella* (A. Braun) Reichenb.
R. cavernosa Hoffm. — Ан. Очень редко: 10.

Подрод *Riccia*
R. bifurca Hoffm. — Ан. Очень редко: днище пересыхающего озера.
R. glauca L. — ВЧ. Очень редко: 2г.

Порядок *Metzgeriales*

Сем. *Metzgeriaceae* Klinggr.

Род *Apometzgeria* Kuwah.

A. pubescens (Schrank) Kuwah. — Вр., ВЧ, Ан. Редко: 8б, 16, 17а.

Сем. *Aneuraceae* Klinggr.

Род *Aneura* Dum.

A. pinguis (L.) Dum. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 1, 2а, в, 3, 10, 11б, 12а, 16, 17б.

Сем. *Pelliaceae* Klinggr.

Род *Pellia* Raddi

Подрод *Pellia*
P. epiphylla (L.) Corda. — Ан. Очень редко: 11а.
P. neesiana (Gott.) Limpr. — ВЧ, Ан. Редко: 5, 9б, в, 11б, 12а.

Подрод *Apopellia* Grolle
P. endiviifolia (Dicks.) Dum. — ВЧ, Ан. Редко: 9в, 10, 11б, 12в.

Сем. *Pallaviciniaceae* Migula

Род *Moerckia* Gott.

M. hibernica (Hook.) Gott. — ВЧ, Ан. Очень редко: 7а, 12в, 17а.

Род *Calycularia* Mitt.

C. laxa Lindb. et H. Arn. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 6б, 7а, 11б, 12а, 15, 17б.

Сем. *Blasiaceae* Klinggr.

Род *Blasia* L.

B. pusilla L. — ВЧ, Ан. Нечасто: 9б, 11а, б, 12а, 15, 17б, 18.

Сем. *Codoniaceae* Klinggr.

Род *Fossombronia* Raddi

F. alaskana Steere et Inoue. — Ан. Очень редко: 12а.

Порядок *Jungermanniales*

Сем. *Lophoziaceae* (Joerg.) Vanden Berghen

Род *Tetralophozia* (Schust.) Schljak.

T. setiformis (Ehrh.) Schljak. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 6а, 7в, 8а, 15, 16.

Род *Barbilophozia* Loeske

Подрод *Orthocaulis* (Buch) Buch
B. binsteadii (Kaal.) Loeske. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Нечасто: 3, 5, 7а, 13, 19.
B. floerkei (Web. et Mohr) Loeske. — ВЧ, Ан. Редко: 3, 4а.
B. hyperborea (Schust.) R. Stotl. et B. Stotl. ex Potemk. — ВЧ. Очень редко: 3.

B. kunzeana (Hueb.) K. Muell. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 1, 2г, 3, 4а, б, 5, 7а, 10, 11а, б, 13.
B. quadriloba (Lindb.) Loeske. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 2в, 4а, б, 5, 6а, б, 7а, 11б, 14, 17б.

Подрод *Barbilophozia*
B. barbata (Schmid. ex Schreb.) Loeske. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 6а, б, 7б, 9а, 11а, б, 12а, 15.
B. hatcheri (Evans) Loeske. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 4а, б, 6а, б, 7а, 8а, б, 11а, б, 12в, 14, 15.
B. lycopodioides (Wallr.) Loeske. — ВЧ, Ан. Часто: 2а, 5, 6а, б, 11г, 12а—в, 13, 15, 18.

Род *Lophozia* (Dum.) Dum.

Подрод *Lophozia*
L. excisa (Dicks.) Dum. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 6а, б, 11а, г, 13, 15, 17а, б.
L. groenlandica (Nees) Macoun sensu Schuster (1962). — ЗЧ, ВЧ. Очень редко: 3, 15.
L. jurensis Meyl. — ВЧ. Очень редко: данных по экологии нет.
L. longidens (Lindb.) Macoun. — Вр., ВЧ, Ан. Нечасто: 2б, в, 6а, б, 7в, 9а, 11б, 12а, 17б.
L. longiflora (Nees) Schiffn. — ЗЧ, ВЧ. Очень редко: 6а, б.
L. pellucida Schust. — Вр., ВЧ. Очень редко: 7а.
L. polaris (Schust.) Schust. et Damsh. — ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 3, 6б, 9а, 11б, 12в, 13, 15, 17а.
L. rufescens Schljak. — ВЧ. Очень редко: 11а.
L. savicziae Schljak. — ВЧ. Очень редко: 8а, б.
L. sudetica (Nees ex Hueb.) Grolle. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 3, 6а, 7а, б, г, 8а, 10, 11б, 12б, в, 13, 15, 17а.
L. uncinata Schljak. — ВЧ. Редко: 6б, 7а, б, 11а.
L. ventricosa (Dicks.) Dum. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 3, 6а, 7б, 8а, 11а—в, 13, 14, 15, 20а.
L. wenzelii (Nees) Steph. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 1, 2а—в, 3, 4а, 6а, 8а, 11а, 12а—в, 14, 15, 16, 17б.

Подрод *Protolophozia* Schust.
L. elongata Steph. — Ан. Очень редко: 14.

Подрод *Schistochilopsis* Kitag.
L. grandiretis (Lindb. ex Kaal.) Schiffn. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Редко: 5, 6б, 7а.
L. hyperarctica Schust. — ВЧ. Очень редко: 3.[1]
L. incisa (Schrad.) Dum. var. *incisa*. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 2а, 3, 5, 6а, 7а, 8а, 10, 11б, 12а—в, 15, 17а.

L. incisa var. *inermis* K. Muell. — Вр. Очень редко: 1.

L. opacifolia Culm. ex Meyl. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 2в, 3, 6а, б, 7б, 9б, 10, 11г, 12в, 15, 17а.

---

[1] Раньше этот вид указывался нами для Чукотского п-ова, о-ва Врангеля и Западной Чукотки. Потемкин после критического изучения отнес весь этот материал к *Lophozia opacifolia*. Но *L. hyperarctica* приводится для Чукотского п-ова и Шляковым (1980б), хотя образец этот в гербарии отсутствует.

Подрод *Isopaches* (Buch) Schust.

L. alboviridis Schust. — ВЧ, Ан. Очень редко: 6б, 7в.

Подрод *Hattoriella* H. Inoue

L. kateninii (Schljak.) Duda comb. nov. — *Leiocolea kateninii* Schljak., 1978. Нов. сист. низш. раст. 15 : 244. — ВЧ. Очень редко: 6б.

Подрод *Leiocolea* K. Muell.

L. badensis (Gott.) Schiffn. — ВЧ, Ан. Очень редко: 17а.
L. bantriensis (Hook.) Steph. — ВЧ. Очень редко: 6б, 9б.
L. collaris (Nees) Dum. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 6б, 7а, 9в, 10, 11а, в, г, 12в, 15, 16, 17а.
L. gillmanii (Aust.) Schust. — ЗЧ, ВЧ, Ан. Редко: 6б, 11б, 12в, 15, 17а.
L. heterocolpos (Thed. ex Hartm.) Howe var. *heterocolpos*. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 3, 4б, 6б, 7а, 8б, 9в, 10, 11а, 12в, 15, 16, 17б.

L. heterocolpos var. *arctica* (S. Arn.) Schust. — ВЧ. Очень редко: 8б. Опр. А. Д. Потемкин.
L. heterocolpos var. *harpanthioides* (Bryhn et Kaal.) Schust. — Вр., ЗЧ, ВЧ. Нечасто: 6б, 11а, 17а.

L. rutheana (Limpr.) Howe. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Нечасто: 3, 5, 6б, 7а.

Род *Gymnocolea* (Dum.) Dum.

G. inflata (Huds.) Dum. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 1, 3, 5, 6а, 7а, 11а, 14.

Род *Sphenolobopsis* Schust. et Kitag.

S. kitagawae Schust. — Ан. Очень редко: 17а.[2]

Род *Anastrophyllum* (Spruce) Steph.

Подрод *Sphenolobus* (Lindb.) Schust.

A. minutum (Schreb.) Schust. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 1, 2в, 3, 5, 6а, б, 7а, 8а, б, 11а, 12б, 14, 16, 17а, 20а.
A. cavifolium (Buch et S. Arn.) Lammes. — ВЧ. Очень редко: 6а, б.

Подрод *Schizophyllum* Schust.

A. sphenoloboides Schust. — ВЧ. Очень редко: 17б.

Подрод *Eurylobus* Schust.

A. saxicola (Schrad.) Schust. — Ан. Нечасто: 12в, 15, 16, 20б.

Род *Tritomaria* Schiffn. ex Loeske

Подрод *Tritomaria*

T. exsectiformis (Breidl.) Loeske. — ВЧ. Очень редко: 3, 16.
T. heterophylla Schust. — Вр., ЗЧ, ВЧ. Редко: 1, 6а, б, 7а, 9б.
T. quinquedentata (Huds.) Buch. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 1, 3, 4а, б, 5, 6а, б, 7а, 8а, б, 9в, 10, 11а, г, 12в, 15, 16, 17б.
T. scitula (Tayl.) Joerg. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 1, 2в, 3, 5, 7в, 10, 11а, 12в, 15, 16, 17б.

---

[2] J. Váňa и S. Piippo (1989) считают данный вид синонимом *S. pearsonii* (Spruce) Schust., но J. Duda (1988) не разделяет их точку зрения и рассматривает его как самостоятельный вид.

Подрод *Saccobasis* (Buch) Schust.

T. polita (Nees) Joerg. — ВЧ, Ан. Редко: 10, 11а, 14.
T. polymorpha (Schust.) Grolle. — ВЧ, Ан. Редко: 5, 11а.

Сем. *Jungermanniaceae* Reichenb.

Род *Jamesoniella* (Spruce) Carring.

J. autumnalis (DC.) Steph. — ВЧ. Очень редко: 11г.
J. undulifolia (Nees) K. Muell. — Вр., ВЧ. Очень редко: 3, 9а.

Род *Mylia* S. Gray corr. Lindb.

M. anomala (Hook.) S. Gray. — Ан. Редко: 3, 11в, 12в, 19.
M. taylorii (Hook.) S. Gray. — Ан. Очень редко: 3, 11в.
M. verrucosa Lindb. — ВЧ. Очень редко: 3.[3]

Род *Jungermannia* L. emend. Dum.

Подрод *Jungermannia*
J. borealis Damsh. et Váňa. — Вр., ВЧ, Ан. Редко: 6б, 10, 17а.
J. exsertifolia Steph. subsp. *exsertifolia*. — ВЧ, Ан. Редко: 10.

J. exsertifolia subsp. *cordifolia* (Dum.) Váňa. — ВЧ. Очень редко: 2а.

J. polaris Lindb. — Вр., ВЧ, Ан. Редко: 2а, 3, 7а, 12а.
J. pumila With. — Вр., ВЧ, Ан. Нечасто: 2а, 3, 10, 17а.

Подрод *Solenostoma* (Mitt.) Amak.
J. caespiticia Lindenb. — ВЧ. Очень редко: 7а.
J. confertissima Nees. — Вр., ЗЧ, ВЧ. Редко: 5, 9в, 10.
J. rubra Gott. ex Underw. — ВЧ. Очень редко: 7а, 11а.[4]
J. sphaerocarpa Hook. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Нечасто: 1, 3, 7а, 9а, 10, 11а, б, 16.

Подрод *Plectocolea* (Mitt.) Amak.
J. hyalina Lyell. — ВЧ. Часто: 3, 9б, 11а.
J. subelliptica (Lindb. ex Kaal.) Levier. — ВЧ, Ан. Нечасто: 3, 6а, б, 7в, 9б, г, 11а, б.

Род *Nardia* S. Gray corr. Corring.

N. geoscyphus (De Not.) Lindb. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 2а, 3, 4, 6а, б, 7а, 9б, 10, 11г.
N. insecta Lindb. — Ан. Редко: 3, 20а. Опр. А. Д. Потемкин.
N. japonica Steph. — ВЧ, Ан. Нечасто: 2г, 4, 7а, б, 9б.[5]
N. scalaris S. Gray. — ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 4, 5, 7а, 9б.

---

[3] Ссылку на нахождение *Mylia verrucosa* в бассейне р. Анадырь (Афонина, Дуда, 1987) следует считать ошибочной. Соответствующий материал был пересмотрен Потемкиным и отнесен к *M. taylorii*. Для Чукотского п-ова *M. verrucosa* приводится Шляковым (1979б, 1982); по всей видимости, это указание также является ошибочным, но, к сожалению, в гербарии образец отсутствует, и окончательно решить вопрос о произрастании *M. verrucosa* на Чукотке в настоящее время невозможно.

[4] Ранее для Чукотского п-ова указывался вид *Jungermannia gracilima* Sm. (Абрамова и др., 1985). Шляков, изучив чукотский материал, отнес его к *J. rubra*.

[5] Указание этого вида для Западной Чукотки (Афонина, Дуда, 1992) следует считать ошибочным, образец переопределен Потемкиным как *Leiocolea heterocolpos*.

Род *Cryptocolea* Schust.

C. imbricata Schust. — Вр., ЗЧ, ВЧ. Редко: 6б, 17б.

Сем. *Mesoptychiaceae* Inoue et Steere

Род *Mesoptychia* (Lindb.) Evans

M. sahlbergii (Lindb.) Evans. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 2в, 5, 6б, 11г, 12а, 16, 17а, 19.

Сем. *Gymnomitriaceae* Klinggr.

Род *Marsupella* Dum.

Подрод *Marsupella*
M. arctica (Berggr.) Bryhn et Kaal. — Вр., ВЧ, Ан. Часто: 2в, 3, 4а, 5, 6а, 7а—в, 10.
M. boeckii (Aust.) Kaal. — Вр. Очень редко: 2а.
M. emarginata (Ehrh.) Dum. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Нечасто: 3, 5, 7а, 9б, 10, 12в, 17а.
M. sprucei (Limpr.) H. Bern. — ВЧ. Очень редко: 4а.

Подрод *Hyalacme* (Lindb.) Lindb.
M. condensata (Aongstr. ex C. Hartm.) Kaal. — Вр., ВЧ. Очень редко: 7в.

Подрод *Homocraspis* (Lindb. ex Schiffn.) Grolle
M. commutata (Limpr.) H. Bern. — Ан. Очень редко: 4а.

Род *Gymnomitrion* Corda

G. apiculatum (Schiffn.) K. Muell. — ЗЧ. Очень редко: 8а. Опр. А. Д. Потемкин.
G. concinnatum (Lightf.) Corda. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 3, 5, 7в, 10, 12в, 15, 16, 17а.
G. corallioides Nees. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 2в, 7в, 8а, 15, 16, 17б.
G. pacificum Grolle. — ВЧ. Очень редко: 15.

Род *Prasanthus* Lindb.

P. suecicus (Gott.) Lindb. — ВЧ, Ан. Очень редко: 17а.

Сем. *Arnelliaceae* Nakai

Род *Arnellia* Lindb.

A. fennica (Gott.) Lindb. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Нечасто: 8, 9б, 12в, 16, 17а, б.

Сем. *Plagiochilaceae* (Joerg.) K. Muell.

Род *Plagiochila* (Dum.) Dum.

P. arctica Bryhn et Kaal. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 4а, б, 5, 6а, б, 12а, 16, 17б.
P. porelloides (Terrey ex Nees) Lindenb. var. *porelloides*. — ВЧ, Ан. Очень редко: 10.

P. porelloides var. *subarctica* (Joerg.) Lammes. — ЗЧ, ВЧ, Ан. Нечасто: 6а, б, 9а, 10, 11а, 16.

Сем. *Geocalycaceae* Klinggr.

Род *Lophocolea* (Dum.) Dum.

L. minor Nees. — ВЧ, Ан. Очень редко: 11б, 18.

Род *Chiloscyphus* Corda corr. Dum.

C. pallescens (Ehrh. ex Hoffm.) Dum. var. *pallescens*. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Нечасто: 2а, б, 3, 17а.

C. pallescens var. *fragilis* (A. Roth) K. Muell. — ЗЧ, ВЧ. Редко: 2а, 3.

C. polyanthos (L.) Corda. — Вр., ВЧ, Ан. Редко: 2в, г, 11б, 12а.

Род *Geocalyx* Nees

G. graveolens (Schrad.) Nees. — ВЧ. Очень редко: 15.

Род *Harpanthus* Nees

H. flotovianus (Nees) Nees. — ВЧ, Ан. Очень редко: 2а, г, 11б.

Сем. *Scapaniaceae* Migula

Род *Diplophyllum* (Dum. emend. Lindb.) Dum.

Подрод *Diplophyllum*

D. albicans (L.) Dum. — ВЧ, Ан. Нечасто: 7в, 16.

Подрод *Protodiplophyllum* Schust.

D. obtusifolium (Hook.) Dum. — Ан. Очень редко: 16.

D. taxifolium (Wahlenb.) Dum. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 6а, 7а—в, 8а, 10, 12б, в, 16, 17б.

Род *Macrodiplophyllum* (Buch) H. Perss.

M. microdontum (Mitt.) H. Perss. — ВЧ, Ан. Нечасто: 15, 17б.

M. plicatum (Lindb.) H. Perss. — ВЧ. Часто: 8а, 15, 17б.

Род *Scapania* (Dum.) Dum.

Подрод *Jensenia* S. Arn.

S. obcordata (Berggr.) S. Arn. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Нечасто: 2а, 3, 4а, б, 10, 16, 17а.

Подрод *Kaalaasia* Buch

S. gymnostomophila Kaal. — Вр., ВЧ, Ан. Нечасто: 10, 12в, 17б.

S. lingulifolia (Schust.) Schust. — ВЧ. Очень редко: 6б.

Подрод *Buchiella* Schust.

S. cuspiduligera (Nees) K. Muell. — Вр., ВЧ, Ан. Нечасто: 4б, 6б, 7а, 11а, г.

S. zemliae S. Arn. — Вр. Очень редко: 7б. Опр. А. Д. Потемкин.

Подрод *Scapania*

S. brevicaulis Tayl. — Вр., ЗЧ. Редко: 11б.

S. crassiretis Bryhn. — ВЧ, Ан. Редко: 3, 12в, 16, 17б.

S. curta (Mart.) Dum. var. *curta*. — Вр., ВЧ. Очень редко: 3, 7а.

S. curta var. *grandiretis* Schust. — Ан. Очень редко: 11в. Опр. А. Д. Потемкин.

S. deginii Schiffn. ex K. Muell. — Вр., ВЧ, Ан. Часто: 3, 5, 6а, б, 10, 12а, 15, 16, 17б.
S. hyperborea Joerg. — Вр., ВЧ, Ан. Нечасто: 1, 2в, 3, 9б.
S. irrigua (Nees) Nees. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 1, 2а—в, 3, 4а, 5, 10, 11а, б, 12б, в, 15, 17б, 18, 20а.
S. kaurinii Ryan. — ЗЧ, ВЧ, Ан. Нечасто: 3, 5, 7в, 15, 17а.
S. mucronata Buch. — Ан. Редко: 11б, 12в, 15.
S. nemorea (L.) Grolle. — ВЧ, Ан. Редко: 7а, 8а, 12в, 17б.
S. paludicola Loeske et K. Muell. var. *páludicola*. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 1, 2а, б, 3, 5, 6а, б, 7а, 11а, 12б, 19.

S. paludicola var. *kaalaasii* K. Muell. — ВЧ. Очень редко: 3.

S. paludosa K. Muell. — ВЧ. Редко: 2г.
S. parvifolia Warnst. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Нечасто: 3, 6а, б, 7а, 11а, б, 12б, 15, 17б, 20а.
S. praetervisa Meyl. — ВЧ. Очень редко: 8б.
S. rufidula Warnst. — ВЧ, Ан. Очень редко: 7в, 12а.
S. scandica (H. Arn. et Buch) Macv. — ВЧ. Очень редко: 7а.
S. simmonsii Bryhn et Kaal. — ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 3, 5, 6б, 7а, 8б, 12в, 19.
S. spitsbergensis (Lindb.) K. Muell. — ВЧ, Ан. Нечасто: 7а, 8а, б, 12в, 17б.
S. subalpina (Nees ex Lindenb.) Dum. — ВЧ, Ан. Очень редко: 10, 12а.
S. tundrae (H. Arn.) Buch. — ВЧ. Очень редко: 5, 10.
S. uliginosa (Sw. ex Lindenb.) Dum. — ВЧ, Ан. Нечасто: 2а, 3, 7а, 12б.
S. undulata (L.) Dum. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Нечасто: 3, 4б, 10, 11б, 12а, 17б.

Сем. *Cephaloziellaceae* Douin

Род *Cephaloziella* (Spruce) Schiffn.

C. arctica Bryhn et Douin. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 1, 2в, 3, 4б, 5, 6б, 7а, 9б, г, 10, 11б, 15, 17а, б.
C. aspericaulis Joerg. — ЗЧ. Очень редко: 16. Опр. А. Д. Потемкин.
C. divaricata (Sm.) Schiffn. — Вр., ВЧ, Ан. Нечасто: 1, 2г, 17а.
C. elegans (Heeg) Schiffn. — ВЧ. Очень редко: 8б.
C. grimsulana (Jack ex Gott. et Rabenh.) Lacout. — Вр., ЗЧ, ВЧ. Нечасто: 2в, 4б, 10, 17а.
C. hampeana (Nees) Schiffn. — Вр., ВЧ. Очень редко: 6б.
C. rubella (Nees) Warnst. subsp. *rubella*. — ВЧ. Очень редко: данных по экологии нет, приводится по: Шляков, 1979а.

C. rubella subsp. *arctogena* (Schust.) Schust. et Damsh. — ВЧ. Очень редко: 16. Опр. А. Д. Потемкин.

C. subdentata Warnst. — Вр., ВЧ. Редко: 3, 5, 9б.

Сем. *Cephaloziaceae* Migula

Род *Cephalozia* (Dum. emend. Schiffn.) Dum.

C. ambigua Mass. — Вр., ВЧ. Редко: 2в, 17б, 20а.
C. bicuspidata (L.) Dum. subsp. *bicuspidata*. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 1, 2а, б, 3, 4а, б, 7а, б, 10, 12б, в, 13, 16, 20а.

C. bicuspidata subsp. *lammersiana* (Hueb.) Schust. — ЗЧ. Очень редко: 12а. Приводится по: Благодатских, Дуда, 1988.
C. lacinulata Jack ex Spruce. — ВЧ. Очень редко: 3.[6]
C. leucantha Spruce. — ВЧ. Очень редко: 3.
C. lunulifolia (Dum.) Dum. — ЗЧ, ВЧ. Редко: 3, 5, 7а, 11а, б.
C. otaruensis Steph. — ВЧ. Очень редко: 8б.
C. pleniceps (Aust.) Lindb. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Нечасто: 2а, 3, 4а, б, 5, 7а, б, 9б, 10, 11г, 15, 16, 19.

Род *Cladopodiella* Buch

C. fluitans (Nees) Buch. — ВЧ. Очень редко: 1.

Род *Pleurocladula* Grolle

P. albescens (Hook.) Grolle. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 1, 2в, 3, 5, 6а, б, 7а, б, 8а, б, 10, 11а, 12б, в, 15, 16, 17а.

Род *Odontoschisma* (Dum.) Dum.

O. denudatum (Mart.) Dum. — ВЧ, Ан. Очень редко: 3.
O. elongatum (Lindb.) Evans. — Вр., ВЧ, Ан. Нечасто: 3, 6а, б, 9а, 11б.
O. macounii (Aust.) Underw. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 3, 5, 6б, 7а, 11г, 12а, 13, 14, 16, 17б.

Сем. *Antheliaceae* Schust.

Род *Anthelia* (Dum. emend. Schiffn.) Dum.

A. julacea (L.) Dum. — ЗЧ, ВЧ, Ан. Нечасто: 3, 4а, 11а, 12а.
A. juratzkana (Limpr.) Trev. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 2а, в, 4а, 5, 7а, б, 8а, 9а, 11б, 12в, 15, 16, 20а.

Сем. *Lepidoziaceae* Limpr.

Род *Lepidozia* (Dum.) Dum.

L. reptans (L.) Dum. — Ан. Очень редко: 12б.

Сем. *Calypogeiaceae* (K. Muell.) H. Arn.

Род *Metacalypogeia* (Hatt.) Inoue

M. schusterana Hatt. et Mizut. — Вр., ВЧ. Очень редко: 3, 4б, 5, 17а.

Род *Calypogeia* Reddi corr. Corda

C. azurea Stotler et Crotz. — ВЧ, Ан. Очень редко: 3, 5, 12б.
C. integristipula Steph. — ВЧ, Ан. Нечасто: 3, 13, 14, 17а, 20б.
C. muelleriana (Schiffn.) K. Muell. — ВЧ, Ан. Нечасто: 2а—в, 3, 5, 7а, 12б.
C. neesiana (Mass. et Carest.) K. Muell. — ВЧ, Ан. Очень редко: 6а, 11в.

---

[6] Вид приводится по: Жукова, Катенин, 1975, 1976. Однако это указание вызывает сомнение, поскольку обычно *C. lacinulata* растет только на гнилой древесине. Таким образом, требуется критическое изучение чукотского материала, но, к сожалению, в нашем гербарии он отсутствует.

C. sphagnicola (H. Arn. et J. Perss.) Warnst. et Loeske. — ЗЧ, ВЧ, Ан. Редко: 2б, 19, 20а.

Сем. *Pseudolepicoleaceae* Fulf. et J. Tayl.

Род *Pseudolepicolea* Fulf. et J. Tayl.

P. fryei (H. Perss.) Grolle et Ando. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Нечасто: 1, 3, 5, 7а.

Род *Blepharostoma* (Dum. emend. Lindb.) Dum.

B. trichophyllum (L.) Dum. var. *trichophyllum*. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 1, 2а—в, 3, 4а, 5, 7а, 9а, 11а—г, 12а—в, 13, 14, 15, 16, 19.

B. trichophyllum var. *brevirete* Bryhn et Kaal. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 3, 4а, 5, 7а, 9б, 10.

Сем. *Ptilidiaceae* Klinggr.

Род *Ptilidium* Nees

P. ciliare (L.) Hampe. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Очень часто: 1, 2а—в, 3, 4а, 5, 6а, 7а, 11а—г, 12а—в, 13, 17а, 19.

Сем. *Herbertaceae* K. Muell. ex Fulf. et Hatch.

Род *Herbertus* S. Gray

H. aduncus (Dicks.) S. Gray. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Нечасто: 2в, 3, 4а, 6а, 7а.

Сем. *Radulaceae* (Dum.) K. Muell.

Род *Radula* Dum.

R. complanata (L.) Dum. — ЗЧ, ВЧ, Ан. Редко: 16, 17а.
R. prolifera H. Arn. — Вр., ЗЧ, ВЧ, Ан. Часто: 3, 4б, 5, 6б, 7а, 8б, 17а, 19б.

Сем. *Frullaniaceae* Lorch

Род *Frullania* Raddi

F. tamarisci (L.) Dum. subsp. *tamarisci*. — Вр., ВЧ, Ан. Нечасто: 4а, б, 5, 6а, б, 17а.

F. tamarisci subsp. *nisqualensis* (Sull.) Hatt. — ВЧ, Ан. Очень редко: 8а, б, 16.

Синонимы и исключенные таксоны

Anthelia nivalis (Sw.) Lindb. = *A. juratzkana*
Blepharostoma setiforme (Ehrh.) Lindb. = *Tetralophozia setiformis*
Calypogeia trichomanis auct. non (L.) Corda = *C. azurea*
Cephalozia media Lindb. = *C. lunulifolia*
Cesia caralloioides (Nees) Carruth. = *Gymnomitrion carallioides*
Chandonanthus setiformis (Ehrh.) Lindb. = *Tetralophozia setiformis*
Conocephalum supradecompositum (Steph.) Steph. = *C. japonicum*

Clevea hyalina (Sommerf.) Lindb. = *Athalamia hyalina*
Crossogyna undulifolia (Nees) Schljak. = *Jamesoniella undulifolia*
Isopaches alboviridis (Schust.) Schljak. = *Lophozia alboviridis*
Jungermannia alpestris auct. non Schlech. ex F. Web. = *Lophozia sudetica*
J. atrovirens Dum. — исключается
J. binsteadii Kaal. = *Barbilophozia binsteadii*
J. gracilima Sm. — исключается
J. incisa Schrad. = *Lophozia incisa*
J. minuta Cranz = *Anastrophyllum minutum*
J. murmanica (Kaal.) H. Arn. = *Lophozia groenlandica*
J. porphyroleuca auct. non Nees = *Lophozia longiflora*
J. quadriloba Lindb. = *Barbilophozia quadriloba*
J. quinquedentata Huds. = *Tritomaria quinquedentata*
J. wenzelii Nees = *Lophozia wenzelii*
Kantia trichomanis (L.) Lindb. = *Calypogeia azurea*
Leiocolea alpestris (Schleich. ex F. Web.) Isov. = *Lophozia collaris*
L. badensis (Gott.) Joerg. = *Lophozia badensis*
L. bantriensis (Hook.) Joerg. = *Lophozia bantriensis*
L. collaris (Nees) Schljak. = *Lophozia collaris*
L. gillmanii (Aust.) Evans = *Lophozia gillmanii*
L. heterocolpos (Thed. ex Hartm.) Buch = *Lophozia heterocolpos*
L. kateninii Schljak. = *Lophozia kateninii*
L. rutheana (Limpr.) K. Muell. = *Lophozia rutheana*
Lepicolea fryei H. Perss. = *Pseudolepicolea fryei*
Lophozia alpestris auct. non sensu Evans = *Lophozia sudetica*
L. barbata (Schmid. ex Schreb.) Dum. = *Barbilophozia barbata*
L. binsteadii Evans = *Barbilophozia binsteadii*
L. ehrhartiana sensu Inoue et Steere (1978) = *L. sudetica*
L. guttulata (Lindb.) Evans = *L. longiflora*
L. lycopodioides (Wallr.) Cogn. = *Barbilophozia lycopodioides*
L. major (C. Jens.) Schljak. = *L. polaris*
L. porphyroleuca auct. non (Nees) Schiffn. = *L. longiflora*
L. quinquedentata Cogn. = *Tritomaria quinquedentata*
Mannia rupestris (Nees) Frye et Clark = *M. triandra*
Marsupella aquatica (Lindenb.) Schiffn. = *M. emarginata*
M. ustulata Spruce = *M. sprucei*
Martinella rosacea Lindb. = *Scapania curta*
Massula grandiretis (Lindb.) Schljak. = *Lophozia grandiretis*
M. hyperarctica (Schust.) Schljak. = *Lophozia hyperarctica*
M. opacifolia (Meyl.) Schljak. = *Lophozia opacifolia*
Orthocaulis binsteadii (Kaal.) Buch = *Barbilophozia binsteadii*
O. floerkei (Web. et Mohr) Buch = *Barbilophozia floerkei*
O. kunzeanus (Hueb.) Buch = *Barbilophozia kunzeana*
O. quadrilobus (Lindb.) Buch = *Barbilophozia quadriloba*
Plagiochila arctica Bryhn et Kaal. var. *subarctica* (Joerg.) Inoue = *P. porelloides* var. *subarctica*
P. asplenioides (L. emend. Tayl.) Dum. — исключается
Plectocolea hyalina (Lyell) Mitt. = *Jungermannia hyalina*
P. rubra (Underw.) Buch = *Jungermannia rubra*
Riccardia pinguis (L.) S. Gray = *Aneura pinguis*
Saccobasis polita (Nees) Buch = *Tritomaria polita*
S. polymorpha (Schust.) Schljak. = *Tritomaria polymorpha*
Solenostoma caespiticium (Lindenb.) Steph. = *Jungermannia caespiticia*
S. confertissimum (Nees) Schljak. = *Jungermannia confertissima*
S. levieri (Steph.) Steph. = *Jungermannia confertissima*

S. sphaerocarpum (Hook.) Steph. = *Jungermannia sphaerocarpa*
Sphenolobus cavifolius (Buch et S. Arn.) K. Muell. = *Anastrophyllum cavifolium*
S. minutus (Schreb.) Berggr. = *Anastrophyllum minutum*
Tritomaria scitula (Tayl.) Joerg. var. *spinosa* Herzog — исключается [7]

В таблице представлены данные о распределении видов печеночных мхов по отдельным регионам. Наиболее богатой и хорошо изученной является флора

Распределение видов печеночных мхов по отдельным регионам Чукотки

Показатели	Регионы			
	о-в Врангеля	Западная Чукотка	Восточная Чукотка, или Чукотский п-ов	бассейн р. Анадырь
Число видов в каждом регионе	86	72	156	125
Число дифференциальных видов для каждого региона	3	2	31	17
Число общих видов во флорах регионов:				
о-в Врангеля	—	56	81	67
Западная Чукотка	56	—	68	62
Восточная Чукотка	81	68	—	106
бассейн р. Анадырь	67	62	106	—
Число общих видов для всех 4 регионов	52	52	52	52

печеночных мхов Чукотского п-ова — 156 видов, далее идет флора бассейна р. Анадырь — 125 видов, недостаточно изученными остаются флоры о-ва Врангеля и Западной Чукотки.

Наибольшее число специфических, или дифференциальных, видов имеется во флоре печеночных мхов Чукотского п-ова — 31 вид, 17 известно на Чукотке только из бассейна р. Анадырь, в то время как в бриофлорах о-ва Врангеля и Западной Чукотки обнаружено всего лишь по 2 таких вида. В данном случае число дифференциальных видов свидетельствует о степени выявленности региональной бриофлоры.

52 вида являются общими для всех 4 региональных флор печеночных мхов. Можно предполагать, что по мере дальнейшего изучения бриофлор о-ва Врангеля и Западной Чукотки число общих видов увеличится приблизительно до 100, т. е. будет соответствовать показателю общих видов между флорами Чукотского п-ова и бассейна р. Анадырь. Эти флоры на сегодняшний день имеют самый высокий показатель общих видов — 106, затем наиболее близкими являются флоры о-ва Врангеля и Чукотского п-ова — 81 общий вид, 68 общих видов имеется во флорах Западной Чукотки и Чукотского п-ова, 67 — во флорах о-ва Врангеля и бассейна р. Анадырь, 62 — во флорах Западной Чукотки и бассейна р. Анадырь; наименьшее сходство наблюдается во флорах о-ва Врангеля и Западной Чукотки. Приведенные в таблице данные носят предварительный характер. Учитывая неравноценную степень изученности рассматриваемых региональных бриофлор, мы пока воздерживаемся от проведения более детального их сравнения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л. Мхи северо-востока Азии // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1956. Сер. 2. Вып. 10. С. 490—511. — *Абрамова А. Л., Афонина О. М., Дуда Й.* К флоре печеночных мхов Чукотского полуострова. I—IV // Нов. сист. низш. раст. 1974. Т. 11. С. 313—317;

[7] Указание о нахождении этого вида на Чукотском п-ове (Жукова, Катенин, 1975, 1976) следует считать ошибочным; соответствующий материал относится к *Plagiochila porelloides*.

1976. Т. 13. С. 208—219; 1980. Т. 17. С. 204—211; 1982. Т. 19. С. 184—187. — *Абрамова А. Л., Афонина О. М., Дуда Й.* Печеночные мхи Чукотского полуострова. Магадан: ИБПС, 1985. 40 с. — *Абрамова А. Л., Афонина О. М., Дуда Й.* Экология и распространение печеночных мхов на Чукотском полуострове // Экология, распространение и жизненные формы растений Магаданской области. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 54—65. — *Афонина О. М.* Материалы к бриофлоре Чукотского полуострова // Флора и растительность Магаданской области. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 64—108. — *Афонина О. М., Дуда Й.* Материалы к флоре печеночных мхов бассейна реки Анадырь. 1, 2 // Нов. сист. низш. раст. 1983. Т. 20. С. 182—190; 1987. Т. 24. С. 193—197. — *Афонина О. М., Дуда Й.* Материалы к флоре печеночных мхов острова Врангеля // Нов. сист. низш. раст. 1988. Т. 25. С. 170—175. — *Афонина О. М., Дуда Й.* К флоре печеночных мхов Корякии // Нов. сист. низш. раст. 1989. Т. 26. С. 147—149. — *Афонина О. М., Дуда Й.* К флоре печеночных мхов Западной и Центральной Чукотки // Нов. сист. низш. раст. 1992. Т. 28. С. 140—144. — *Афонина О. М., Макарова И. И.* Парциальная флора окружения горячих ключей: мхи и лишайники // Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л.: Наука, 1981. С. 78—94. — *Благодатских Л. С., Дуда Й.* Печеночные мхи Колымского нагорья. Магадан: ИБПС, 1988. 29 с. — *Городков Б. Н.* Ботанико-географический очерк Чукотского побережья // Уч. зап. Пед. ин-та им. А. И. Герцена. 1939. Т. 21. С. 99—175. — *Городков Б. Н.* Почвенно-растительный покров острова Врангеля // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 5—58. — *Жукова А. Л.* К флоре печеночных мхов острова Врангеля // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 7. С. 901—903. — *Жукова А. Л., Катенин А. Е.* К флоре печеночных мхов Чукотского полуострова // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 9. С. 1319—1325. — *Жукова А. Л., Катенин А. Е.* Печеночные мхи из тундровых сообществ Чукотского полуострова // Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока СССР. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 49—69. — *Шляков Р. Н.* Дополнения к флоре печеночников советской Арктики // Нов. сист. низш. раст. 1975. Т. 12. С. 318—323. — *Шляков Р. Н.* Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 1—5. Л.: Наука, 1976. 90 с.; 1979а. 191 с.; 1980а. 189 с.; 1981. 221 с.; 1982. 196 с. — *Шляков Р. Н.* Новые виды печеночников из Сибири и Дальнего Востока // Нов. сист. низш. раст. 1978. Т. 15. С. 242—247. — *Шляков Р. Н.* Новые дополнения к флоре печеночников северных районов СССР // Нов. сист. низш. раст. 1979б. Т. 16. С. 201—208. — *Шляков Р. Н.* Новые и интересные находки печеночников из северных районов СССР // Нов. сист. низш. раст. 1980б. Т. 17. С. 235—241. — *Шляков Р. Н., Константинова Н. А.* Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1982. 227 с. — *Arnell H. W.* Die Moose der Vega-Expedition // Arkiv Bot. 1917. Bd 15. H. 5. S. 1—111. — *Duda J.* Zwei Lebermoose — *Lophozia turbinata* und *Sphenolobopsis kitagawae* — neu für die Sowjetunion // Preslia. Praha, 1988. Bd 60. S. 115—119. — *Grolle R.* Hepatics of Europe including the Azores: an annotated list of species, with synonyms from the recent literature // J. Bryology. 1983. Vol. 12. Pt 3. P. 403—459. — *Кис М.* Cryptogams collected on the Chukotski Peninsula by K. Podhorski //Rev. bryol. lichenol. 1966. Vol. 34. Fasc. 3-4. P. 765—770. — *Schuster R. M., Dansholt K.* The *Hepaticae* of West Greenland from ca. 66°N to 72°N // Medd. Grønl. 1974. Bd 199. H. 1. S. 1—373. — *Steere W. C., Inoue H.* The *Hepaticae* of Arctic Alaska // J. Hat. Bot. Lab. 1978. N 44. P. 251—345. — *Váňa J., Piippo S.* Bryophyte flora of the Huon Peninsula, Papua New Guinea. XXXI //Ann. Bot. Fenn. 1989. Vol. 26. P. 263—290.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Силезский музей
Опава, Чехо-Словакия

Получено 22 VI 1992

УДК 581.9 (571.651) ©Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 3

Т. В. Плиева

ФЛОРА ДОЛИНЫ РЕКИ ЛОСЯНКИ (ЗАПАДНАЯ ЧУКОТКА)

T. V. PLIEVA. FLORA OF THE LOSYANKA RIVER VALLEY (THE WESTERN CHUKOTKA)

Приведен аннотированный список видов локальной флоры сосудистых растений бассейна р. Лосянки в Анюйском нагорье (Западная Чукотка). Флора, насчитывающая 254 вида, рассматривается как обедненный вариант горно-лесотундровых флор восточноанюйской группы Анюйской подпровинции Чукотской провинции Арктической флористической области.

Летом 1983 г. автором была обследована флора долины р. Лосянки (см. рисунок) — правого притока р. Привальной, впадающей в р. Чимчememель (система р. Большой Анюй). Ботаническое своеобразие этой территории состоит в том, что в долине р. Лосянки проходит восточный предел лесной растительности, покрывающей большую часть бассейна р. Большой Анюй ниже по течению. В связи с постепенным нарастанием высот к востоку (к водоразделу с р. Анадырь) лесные сообщества, образованные *Larix cajanderi*, переходят в чрезвычайно разреженные редколесья (редины), а далее отмечаются лишь отдельные чахлые деревца. Лиственничные редколесья занимают преимущественно дренированные склоны сопок. Вершины гряд и сопок обычно заняты кустарничковыми тундрами (преимущественно с господством *Dryas punctata*), а днища долин — сырыми кустарниковыми и кочкарными (*Eriophorum vaginatum*) тундрами. Мозаичное чередование лесных и тундровых сообществ в известной мере определяет экологическую и географическую структуру лесной флоры. Горный рельеф обследованного района способствует произрастанию по соседству горно-тундровых и лесных видов, причем виды, тяготеющие к горному рельефу, в растительном покрове играют существенную роль. Соответственно и во флоре эти виды преобладают, составляя в сумме не менее 57% всей локальной флоры. Их экологическая приуроченность отчетливо видна в аннотациях приводимого далее списка видов.

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. — редко, на скалах.
Dryopteris fragrans (L.) Schott — нечасто, среди каменистых россыпей.
Equisetum arvense L. — нередко, в полосах стока, у водотоков.
E. scirpoides Michx. — нередко, во влажных тундрах у водотоков.
E. variegatum Schleich. — нередко, на галечниках ручьев и речек.
Selaginella sibirica (Milde) Hieron — обычно, на щебнистых склонах, скалах.



Район исследования.

1 — базовая точка радиальных маршрутов. Штриховой линией обозначена территория конкретной флоры «Р. Лосянка».

Larix cajanderi Mayr — обычно, образует редколесные насаждения на террасах и теплых склонах.

Pinus pumila (Pall.) Regel — нечасто, на сухих южных склонах и террасах.

Juniperus sibirica Burgsd. — однажды, у подножия щебнистого южного склона.

Sparganium hyperboreum Laest. — редко, в озерках поймы.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. — обычно, на щебнистых склонах, террасах, вершинах, скалах.

H. pauciflora R. Br. — нечасто, в сырых депрессиях, в осоково-пушицевых тундрах.

Alopecurus alpinus Sm. subsp. *borealis* (Trin.) Jurtz. — нечасто, у холодных водотоков.

A. glaucus Less. — редко, на аллювиях ручьев и речек.

Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. — обычно, на сухих пойменных террасах, южных склонах.

A. latifolia (R. Br.) Griseb. — обычно, у водотоков, в сырых депрессиях.

Agrostis anadyrensis Socz. — редко, на аллювиях ручьев и речек.

Calamagrostis holmii Lange — нечасто, на пойменных террасах, у водотоков, на береговых склонах.

C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm. — редко, на сухих южных склонах, пойменных террасах.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., C. A. Mey. et Scherb. — нередко, на сухих теплых склонах, береговых обрывах.

C. purpurascens R. Br. — редко, на сухих щебнистых склонах, у скал.

C. purpurea (Trin.) Trin. — обычно, в поймах, у водотоков, в оврагах.

Trisetum molle Kunth — редко, на пойменных террасах в листвягах и на галечниках.

T. spicatum (L.) K. Richt. — нередко, на галечниках, на щебнистых склонах и террасах, у скал, в пятнистых тундрах.

Poa arctica R. Br. — обычно, в тундровых сообществах, от пойм до вершин.

P. glauca Vahl — обычно, на щебнистом субстрате на южных склонах, вершинах, сухих террасах, осыпях, у скал.

P. malacantha Kom. — нередко, по склонам и на шлейфах гор, на аллювиях.

P. paucispicula Scribn. et Merr. — редко, на местах снежников.

P. pratensis L. — обычно, в поймах, у водотоков, в оврагах.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. — редко, в озерках и лужах, в поймах.

Festuca altaica Trin. — обычно, в поймах, листвягах, вдоль водотоков, в кустарниковых тундрах на склонах и террасах.

F. auriculata Drob. — нередко, на южных склонах, у скал.

F. brachyphylla Schult. et Schult. f. — обычно, от пойм до вершин.

F. hyperborea Holmen — нередко, в пятнистых тундрах на пятнах грунта.

Bromus pumpellianus Scribn. — обычно, на южных склонах, у скал, в поймах.

Roegneria borealis (Turcz.) Nevski — нередко, на галечниках.

Leymus interior (Hult.) Tzvel. — нередко, на галечниках и террасах.

Eriophorum polystachion L. — обычно, в сырых депрессиях.

E. brachyantherum Trautv. et Mey. — нечасто, в листвягах и кустарничковых тундрах на склонах и террасах.

E. callitrix Cham. ex C. A. Mey. — нередко, в полосах стока.

E. russeolum Fries. — нередко, в сырых депрессиях в поймах, вокруг озер.

E. scheuchzeri Hoppe — нередко, по берегам озер, у водотоков, в поймах.

E. triste (Th. Fries) Hadač et Löve — редко, в полосах стока.

E. vaginatum L. — нередко, доминирует в кочкарных сообществах — в лиственничниках, на пологих склонах, террасах.

Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol. — довольно обычно, на южных склонах, террасах, у скал.

K. simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz. — редко, в полосах стока на склонах.
Carex atrofusca Schkuhr — редко, в полосах обогащенного стока на склонах.
C. capitata L. — обычно, в пойме — в листвягах, в кустарничковых тундрах на склонах, в полосах стока.
C. chordorrhiza Ehrh. — нередко, в сырых депрессиях поймы.
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth — обычно, на галечниках, у водотоков.
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor. — обычно, в полосах стока.
C. holostoma Drej. — обычно, в сырых депрессиях.
C. lugens H. T. Holm — обычно, доминирует на пологих склонах, образуя кустарничково-осоково-моховые тундры.
C. melanocarpa Cham. ex Trautv. — нередко, на щебнистых склонах, сухих террасах.
C. misandra R. Br. — нередко, в полосах стока.
C. norvegica Retz. — редко, на пойменных террасах среди кустарников.
C. podocarpa R. Br. — обычно, в листвягах, у водотоков, в кустарниках, у снежников.
C. rotundata Wahlenb. — нередко, в сырых депрессиях поймы.
C. rupestris Bell. ex All. — обычно, от вершин до пойм, на щебнистых, дренированных местообитаниях.
C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela — нечасто, у озер, в сырых депрессиях у водотоков, на пойме.
C. scirpoidea Michx. — обычно, на склонах, в полосах стока.
C. stans Drej. — обычно, в сырых депрессиях.
C. tenuiflora Wahlenb. — нечасто, в сырых депрессиях пойм.
C. tripartita All. — редко, у снежников, у водотоков.
C. vaginata Tausch. — нередко, в листвягах, кустарничковых, кустарничково-травяных группировках на склонах и террасах.
C. williamsii Britt. — нечасто, в полосах стока на склонах и террасах.
Juncus biglumis L. — обычно, от вершин до пойм, в полосах стока.
J. castaneus Smith — обычно, у водотоков, в полосах стока, в сырых депрессиях.
J. leucochlamys Zing. var. *borealis* Tolm. — нечасто, в полосах стока, у водотоков, в поймах.
J. triglumis L. — обычно, в полосах стока.
Luzula confusa Lindeb. — обычно, в щебнистых и пятнистых тундрах, у скал, в поймах.
L. multiflora (Retz.) Lej. — нечасто, в листвягах и травяных тундрах.
L. nivalis (Laest.) Spreng. — обычно, у водотоков, на галечниках.
Tofieldia coccinea Richards. — нередко, в листвягах и тундрах разного состава.
Veratrum oxysepalum Turcz. — нечасто, в поймах у водотоков и снежников.
Smilacina trifolia Desv. — однажды, в сырой кустарничковой тундре на террасе.
Coeloglossum viride (L.) Hartm. — редко, в кустарничковых тундрах на склонах.
Populus suaveolens Fisch. — редко, в пойме.
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts. — обычно, в поймах. Деревья до 6—8 м.
Salix alaxensis Cov. — обычно, один из доминантов пойменных кустарников.
S. anadyrensis B. Floder. — нередко, в поймах, листвягах.
S. boganidensis Trautv. — нередко, в поймах, у ручьев, на склонах в листвягах.
S. glauca L. — нечасто, в листвягах, у водотоков, на склонах.
S. fuscescens Anderss. — редко, в сырых депрессиях.
S. hastata L. — обычно, у водотоков, в поймах.
S. krylovii E. Wolf — обычно, в поймах, вдоль водотоков и в листвягах.
S. myrtilloides L. — нередко, в сырых кочкарных тундрах на террасах р. Лосянки.
S. polaris Wahlenb. — редко, у снежников, у водотоков, в сырых тундрах.
S. pulchra Cham. — обычно, в поймах, листвягах, в травянистых и кустарничковых тундрах.

S. recurvigemmis A. Skvorts. — обычно, в полосах обогащенного стока.

S. reticulata L. — обычно, в полосах стока, в листвягах, в поймах.

S. saxatilis Turcz. et Mey. — обычно, в поймах, в листвягах, кустарничковых тундрах.

S. schwerinii E. Wolf — нередко, на речных аллювиях.

S. sphenophylla A. Skvorts. — нередко, на щебнистых склонах, сухих террасах.

S. tschuktschorum A. Skvorts. — нередко, у подножия скал, среди каменистых россыпей.

Betula exilis Sukacz. — обычно, от пойм до вершин, во многих тундровых и лесных сообществах.

B. middendorffii Trautv. et Mey. — нередко, в листвягах, на южных склонах у скал.

Alnus fruticosa Rupr. — нередко, в нижних частях склонов, вдоль водотоков.

Oxyria digyna (L.) Hill. — нечасто, у снежников и водотоков.

Rumex graminifolius Lamb. — редко, на речных аллювиях.

Koenigia islandica L. — редко, на пятнах суглинка в пятнистых тундрах.

Polygonum bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky — нечасто, у водотоков и в сырых депрессиях на горных террасах.

P. tripterocarpum A. Gray — обычно, почти повсеместно, кроме сырых депрессий.

P. viviparum L. — обычно, почти повсеместно.

Claytonia acutifolia Pall. ex Schult. — обычно, в листвягах, в кустарниково-травяно-моховых группировках.

Stellaria ciliatosepala Trautv. — обычно, от пойм до вершин.

S. fischeriana Sèr. — нередко, на аллювиях ручьев и речек.

Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. — нечасто, в кустарничковых тундрах, у водотоков.

C. jenisejense Hult. — редко, на аллювиях, у водотоков.

Sagina intermedia Fenzl — редко, в пойме, на аллювиях.

Minuartia biflora (L.) Schinz et Thell. — редко, у снежников, в поймах на галечниках.

M. macrocarpa (Pursh) Ostenf. — нередко, в щебнистых тундрах на склонах, на сухих пойменных террасах.

M. obtusiloba (Rydb.) Hause — обычно, в щебнистых тундрах.

M. rubella (Wahlenb.) Hiern — обычно, в поймах, на террасах и склонах.

M. stricta (Sw.) Hiern — редко, у водотоков, в полосах стока.

Arenaria capillaris Poir. — нередко, на щебнистых склонах, вершинах, террасах, у скал.

A. tschuktschorum Regel — нередко, на южных склонах и сухих речных террасах.

Moehringia lateriflora (L.) Fenzl — редко, среди пойменных кустарников и в листвягах.

Wilhelmsia physodes (Ser.) McNeil — обычно, у водотоков, на галечниках.

Silene stenophylla Ledeb. — обычно, в щебнистых тундрах, на скалах.

Gastrolychnis affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhan. — редко, на щебнистых склонах, на галечниках поймы.

G. angustiflora Rupr. — редко, у скал, среди россыпей камней, у подножий склонов.

Dianthus repens Willd. — нередко, на щебнистых южных склонах, сухих террасах, у скал.

Caltha arctica R. Br. — нередко, в сырых депрессиях по берегам озер и стариц, у водотоков.

Trollius chartosepalus Schipcz. — нередко, в желобах стока, у водотоков, в листвягах.

T. membranostylis Hult. — нередко, в сырых ложбинах, у водотоков в зарослях кустарников, в листвягах.

Delphinium chamissonis G. Pritz. ex Walp. — нередко, в травяно-кустарничковых тундрах у водотоков, на скалах.

Aconitum productum Reichenb. — нередко, на пойменных террасах, у скал.

Anemone richardsonii Hook. — нередко, у снежников, водотоков, в поймах среди кустарников.

A. sibirica L. — обычно, на террасах, склонах, у водотоков.

Pulsatilla multifida (G. Pritz.) Juz. — нередко, на южных склонах, террасах.

P. dahurica (Fisch.) Spreng. — редко, на речных аллювиях.

Ranunculus affinis R. Br. — редко, на южных склонах, у скал, в листвягах.

R. monophyllus Ovcz. — редко, в лиственничных рединах у водотоков.

R. gmelinii DC. — обычно, по краям озер и стариц.

R. hyperboreus Rottb. — редко, по берегам озерков.

R. lapponicus L. — обычно, на пойменных террасах и у оснований склонов.

R. nivalis L. — обычно, у водотоков, снежников.

Papaver detritophilum Petrovsky — редко, у водотоков, на северных склонах.

P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky — редко, в полосах обогащенного стока.

Dicentra peregrina (Rudolph) Makino — редко, на осыпях южных склонов.

Eutrema edwardsii R. Br. — редко, у водотоков, в полосах стока, на пойменных террасах.

Erysimum hieracifolium L. — редко, на аллювиях и береговых склонах.

E. pallasii (Pursh) Fern. — редко, на щебнистых южных склонах, галечниках.

Cardamine bellidifolia L. — нередко, в кустарничково-травяно-лишайниковых тундрах у водотоков, в поймах.

C. pratensis L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz — редко, у водотоков, в сырых депрессиях.

Arabis umbrosa Turcz. — нередко, на аллювиях.

Parrya nudicaulis (L.) Regel — нередко, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах.

Draba cinerea Adams — редко, на южных склонах у скал.

D. hirta L. — нередко, у водотоков, на аллювиях.

D. nivalis Liljebl. — нередко, на щебнистых склонах, у скал.

D. pseudopilosa Pohle — нередко, на аллювиях, у водотоков.

Sedum aizoon L. subsp. *kamtschaticum* (Fisch.) Hult. — однажды, обильно, на щебнистом южном склоне под скалами.

Saxifraga cernua L. — обычно, от вершин до пойм.

S. funstonii (Small) Fedde — обычно, на щебнистых субстратах, осыпных склонах.

S. foliolosa R. Br. — нередко, у снежников, водотоков, в сырых депрессиях.

S. hieracifolia Waldst. et Kit. — редко, в сырых листвягах, в кустарниковых сообществах у водотоков.

S. hirculus L. — нечасто, в полосах стока, по берегам озер, у водотоков.

S. nelsoniana D. Don — нередко, в листвягах, в травяно-кустарничковых тундрах с умеренным увлажнением.

S. nivalis L. — редко, у снежников, на скалах, у водотоков.

S. punctata L. — нечасто, на щебнистых, каменистых склонах и террасах.

S. hyperborea R. Br. — редко, у снежников, на скалах, у водотоков.

S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith — редко, на щебнистых склонах, на скалах.

Chrysosplenium alternifolium L. — редко, у скал, водотоков.

C. tetrandrum (Lund ex Malmgr.) Th. Fries — редко, у водотоков, в сырых мохово-кустарничковых тундрах.

Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht. — редко, у водотоков.

P. palustris L. — нечасто, по берегам водотоков, на сырых аллювиях.

Ribes triste Pall. — редко, в листвягах, на склонах.

Spiraea salicifolia L. — однажды, на сухой пойменной террасе.

S. beauverdiana Schneid. — редко, в пойме, на южных склонах, в листвягах.

Rubus arcticus L. — обычно, в листвягах, среди кустарников, у водотоков.

R. chamaemorus L. — нередко, в моховых лиственничниках и кустарничковых тундрах.

Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz. — редко, в листвягах, на южных склонах, в пойме.

Comarum palustre L. — нередко, по сырым берегам озер.

Potentilla anadyrensis Juz. — нередко, на щебнистых склонах, реже — на сухих террасах.

P. crebridens Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz. — нередко, у скал, на щебнистых склонах.

P. gorodkovii Jurtz. — редко, на щебнистых склонах, у скал, в поймах.

P. nivea L. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz. — обычно, на щебнистых склонах, у скал, на галечниках поймы.

P. stipularis L. — обычно, на аллювиях, береговых склонах.

P. uniflora Ledeb. — нередко, на щебнистых склонах, у скал, в пятнистых тундрах верхнего пояса гор.

Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle — редко, на склонах, у скал.

Dryas grandis Juz. — нередко, на речных аллювиях.

D. punctata Juz. — обычно, от пойм до вершин.

Rosa acicularis Lindl. — обычно, в пойменных лесах, у водотоков, на склонах.

Astragalus alpinus L. — обычно, на аллювиях, в полосах и желобах стока, в листвягах.

A. frigidus (L.) A. Gray — нечасто, в поймах.

A. kolymensis Jurtz. — нередко, на галечниках и щебнистых склонах в нижнем поясе гор.

Oxytropis czukotica Jurtz. — нередко, на щебнистых склонах, сухих пойменных террасах, у скал.

O. vassilczenkoi Jurtz. — нередко, на пойменных террасах, щебнистых склонах.

Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz. et Thell. subsp. *tschuktschorum* Jurtz. — обычно, на склонах, пойменных террасах, по берегам водотоков.

Empetrum subholarcticum V. Vassil. — обычно, в листвягах, кустарниковых сообществах на склонах, речных террасах.

Viola epipsiloides A. et D. Löve — нечасто, по берегам водотоков.

Epilobium davuricum Fisch. — нередко, в сырых листвягах, в полосах стока, в пятнистых тундрах.

Chamerion angustifolium (L.) Holub — нечасто, на террасах и щебнистых склонах.

C. latifolium (L.) Holub — обычно, на галечниках, осыпных склонах.

Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb. — нечасто, на сухих террасах, щебнистых склонах.

Pyrola rotundifolia L. s. l. — обычно, в листвягах, в зарослях пойменных кустарников, в кустарниковых сообществах на склонах.

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz. — обычно, в листвягах, в кустарниковых сообществах на склонах, в поймах.

Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud. — обычно, в листвягах и кустарниковых тундрах.

Rhododendron aureum Georgi — нечасто, на склонах с хорошим снежным укрытием.

R. parvifolium Adams — редко, в кустарничковых тундрах на склонах и террасах.

Cassiope tetragona (L.) D. Don — обычно, от пойм до вершин, в желобах стока.

Andromeda polifolia L. — нередко, в сырых тундрах, у водотоков.

Chamaedaphne calyculata (L.) Moench — редко, в сырых моховых листвягах.

Arctous alpina (L.) Niedenzu — обычно, от пойм до вершин, на щебнистых склонах и террасах.

A. erythrocarpa Small — нередко, в полосах стока, на богатых делювиях.

Vaccinium vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult. — обычно, в листвягах, на южных склонах.

V. uliginosum L. subsp. *microphyllum* Lange — обычно, в листвягах, кустарничковых и кустарниковых тундрах.

Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr. — редко, в сырых моховых листвягах.

Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai — нечасто, в кустарниково-травяных тундрах верхнего пояса гор.

Androsace chamaejasme Wulfen subsp. *arctisibirica* Korobkov — редко, на террасах, южных склонах, у скал.

A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult. — нечасто, на щебнистых склонах, террасах.

A. septentrionalis L. — редко, у скал, на щебнистых южных склонах, галечниках.

Gentianopsis barbata (Froel.) Ma — редко, на южных склонах, у водотоков.

Comastoma tenellum (Rottb.) Toyokuni — редко, у водотоков, в полосах стока.

Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult. — нечасто, у водотоков, среди пойменных кустарников.

Dracocephalum palmatum Steph. ex Willd. — нередко, на теплых щебнистых склонах.

Castilleja rubra (Drob.) Rebr. — нередко, на пойменных террасах.

Pedicularis adamsii Hult. — редко, на щебнистых склонах и вершинах.

P. amoena Adams ex Stev. — нередко, в дриадовых тундрах, на террасах, склонах, вершинах.

P. capitata Adams — нередко, у подножий склонов, в полосах стока.

P. labradorica Wirsing — редко, в листвягах, кустарничковых сообществах на склонах.

P. lapponica L. — обычно, в листвягах и кустарничковых тундрах.

P. oederi Vahl — нередко, в полосах стока, у водотоков, у снежников.

Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. — редко, паразитирует на кустах *Alnus fruticosa.*

Pinguicula villosa L. — редко, в моховых листвягах.

Galium boreale L. — обычно, в пойменных листвягах и ивняках, на береговых склонах.

G. densiflorum Ledeb. — обычно, на пойменных террасах.

Linnaea borealis L. — редко, в пойменных лесах, кустарничках.

Adoxa moschatellina L. — редко, на склонах в кустарниках.

Valeriana capitata Pall. ex Link — нередко, у водотоков, в листвягах.

Aster alpinus L. — нечасто, на щебнистых южных склонах.

Erigeron acris L. — очень редко, на пойменных террасах.

Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman s. l. — нередко, на склонах, сухих пойменных террасах.

A. villifera Boriss. — редко, в поймах, у водотоков.

Tanacetum boreale Less. — нередко, в пойме реки, на террасах.

Artemisia arctica Less. subsp. *ehrendorferi* Korobkov — обычно, в поймах, среди кустарников, в листвягах, у водотоков, под скалами.

A. borealis Pall. — нередко, на галечниках.

A. furcata Bieb. — обычно, на щебнистых склонах, террасах.

A. kruhsiana Bess. subsp. *kruhsiana* — нередко, на галечниках, южных склонах, у скал.

A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke — редко, на береговых склонах и галечниках.

Petasites glacialis (Ledeb.) Polunin — обычно, на пойменных террасах, в тундрах на склонах, в листвягах.

P. sibiricus (J. F. Gmel.) Dingwall — нередко, на галечниках и береговых склонах.

P. frigidus (L.) Fries — нередко, в листвягах, в пойменных кустарниках, у водотоков.

Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin — нередко, в сухих листвягах, на склонах.

A. iljinii (Maguire) Iljin — нередко, в сухих листвягах, на береговых склонах, у скал.

Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. — редко, в сырых депрессиях пойм.

S. kjellmanii A. Pors. — редко, в полосах обогащенного стока.

S. congestus (R. Br.) DC. — однажды, на аллювии реки.

Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb. — нередко, на щебнистых склонах.

Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC. — нечасто, в поймах, на береговых склонах.

T. lateritium Dahlst. — нечасто, на галечниках и сухих террасах.

T. petrovskyi Tzvel. — очень редко, на скалах.

Естественно, что таксономическая и географическая структура конкретной флоры (КФ) р. Лосянки имеет заметное сходство со структурой аналогичных флор других лесотундровых районов Анюйского нагорья (Заславская, Петровский, 1983; Петровский, Плиева, 1986, 1987; Заславская, Сафронова, 1987). Наиболее близка флора бассейна р. Лосянки к КФ «Ручей Лисий», изученной на близлежащей территории на правобережье р. Большой Анюй (Петровский, Плиева, 1987). Основное различие этих двух КФ определяется наличием—отсутствием определенной группы видов, связанных со специфическими типами местообитаний, характерными лишь для конкретных территорий. Так, в составе КФ «Р. Лосянка» отсутствует целая серия видов, тяготеющих к верхнему поясу гор (высота более 800 м над ур. м.): *Lycopodium selago* subsp. *arcticum, Poa pseudoabbreviata, Festuca brevissima, Salix rotundifolia, Stellaria edwardsii, Silene acaulis, Papaver hypsipetes, Cardamine hyperborea, Arabis septentrionalis, Draba pilosa, Saxifraga caespitosa, S. eschscholtzii, S. oppositifolia, S. porsildiana, S. serpyllifolia, Potentilla elegans, Acomastylis rossii, Lagotis minor, Artemisia glomerata, A. flava, Senecio jacuticus, Taraxacum alascanum, T. sibiricum.* В то же время в КФ «Ручей Лисий» не встречаются виды, обычные в депрессиях и на террасах широких речных долин, такие как *Hierochloë pauciflora, Alopecurus glaucus, Agrostis anadyrensis, Arctophila fulva, Eriophorum brachyantherum, Carex chordorrhiza, Smilacina trifolia, Caltha arctica, Ranunculus monophyllus, R. gmelinii, Cardamine pratensis, Chamaedaphne calyculata, Petasites frigidus.*

Что касается географической структуры флоры р. Лосянки (табл. 1), то в ней по сравнению с КФ «Ручей Лисий» несколько меньше восточносибирско-западноамериканских, восточносибирских, чукотско-западноамериканских видов; более бедна она и сибирскими видами. При сравнении особенно отчетливо видна обедненность флоры р. Лосянки видами арктической фракции. В то же время эта флора значительно богаче видами гипоарктической фракции. Судя по публиковавшимся ранее материалам, КФ «Р. Лосянка» содержит самый высокий (в ряду изученных КФ) процент видов гипоарктической фракции. От другой близкой по составу и структуре локальной флоры «Р. Ягодная» (Петровский, Плиева, 1986) флора р. Лосянки также отличается прежде всего отсутствием серии арктических и арктоальпийских видов, характерных для верхнего пояса гор. Кроме того, в отличие от КФ «Р. Ягодная» в бассейне р. Лосянки не встречены *Luzula unalaschkensis, Gastrolychnis macrosperma, Ranunculus sulphureus, Cardamine digitata, Draba kamtschatica, Oxytropis maydelliana, Epilobium arcticum, Cassiope ericoides, Gentiana algida, Eritrichium villosum, Senecio frigidus, S. tundricola, Taraxacum soczavae* — виды, тяготеющие к среднему и верхнему

ТАБЛИЦА 1

Соотношение географических элементов в конкретных флорах

Долготные и широтные географические группы	Конкретные флоры		
	«Р. Лосянка»	«Р. Ягодная»	«Ручей Лисий»
А. Долготные группы			
Циркумполярная	103 / 40.6	73 / 32.2	101 / 37.6
Восточносибирско-западноамериканская	27 / 10.6	22 / 9.7	36 / 13.4
Восточносибирская	27 / 10.6	30 / 13.2	32 / 11.9
Сибирско-американская	17 / 6.7	18 / 7.9	13 / 4.8
Евразийско-западноамериканская	16 / 6.3	14 / 6.2	13 / 4.8
Восточносибирско-американская	12 / 4.7	10 / 4.4	11 / 4.1
Сибирско-западноамериканская	12 / 4.7	11 / 4.9	13 / 4.8
Чукотско-охотская	11 / 4.3	10 / 4.4	13 / 4.8
Чукотско-западноамериканская	11 / 4.3	17 / 7.5	16 / 6.0
Евразийская	9 / 3.6	7 / 3.1	5 / 1.9
Сибирская	6 / 2.4	6 / 2.6	11 / 4.1
Чукотско-американская	2 / 0.8	3 / 1.3	2 / 0.7
Чукотско-американо-западноевразийская	1 / 0.4	6 / 2.6	3 / 1.1
Всего	254 / 100.0	227 / 100.0	269 / 100.0
Б. Широтные группы			
Арктическая	10 / 3.9	15 / 6.6	20 / 7.4
Метаарктическая	34 / 13.4	43 / 19.0	49 / 18.2
Арктоальпийская	51 / 20.1	54 / 23.8	61 / 22.7
Гипоарктическая	35 / 13.8	25 / 11.0	28 / 10.4
Гипоарктомонтанная	59 / 23.2	43 / 18.9	49 / 18.2
Арктобореальная	39 / 15.4	34 / 15.0	44 / 16.4
Бореальная	26 / 10.2	13 / 5.7	18 / 6.7
Всего	254 / 100.0	227 / 100.0	269 / 100.0

Примечание. В числителе — число видов, в знаменателе — % от общего числа видов каждой флоры.

ТАБЛИЦА 2

Показатели сходства конкретной флоры «Р. Лосянка» с конкретными флорами ближайших территорий

Категории сравнения	Конкретные флоры				
	«Р. Лосянка»	«Р. Ягодная»	«Ручей Лисий»	«С. Островное»	«Ручей Полярный»
Всего видов в КФ	254	227	269	274	221
Число видов, общих с КФ «Р. Лосянка»	254	195	203	163	170
Мера сходства Жаккара, %	100	68.2	63.4	44.6	55.7
Мера сходства Съеренсена, %	100	77.0	80.0	64.0	67.0

поясам гор. Однако в целом за счет многочисленных бореальных и гипоарктических видов КФ «Р. Лосянка» оказывается богаче КФ «Р. Ягодная». Сравнение с двумя аналогичными флорами показывает, что флора бассейна р. Лосянки сильно обеднена элементами арктической фракции, содержит наиболее высокий процент видов гипоарктической фракции и включает в себя весьма значительную долю бореальных видов. Соотношение видов этих трех фракций во флоре р. Лосянки дает основание отнести эту флору к типу гипоарктических, характерных для полосы контакта Арктической и Бореальной флористических областей. Что касается определения места КФ «Р. Лосянка» в схеме флористического районирования, то нам представляется целесообразным включить эту территорию в состав Арктической области. По своей таксономической структуре и соотношению географических групп КФ «Р. Лосянка» вполне адекватна аналогичным флорам тундровой части Анюйского нагорья (ср. Заславская, Петровский, 1983), а мера сходства и коэффициент специфичности этой флоры при сравнении с другими КФ лесотундровой части Анюйского нагорья указывают на незначительные различия между КФ «Р. Лосянка», КФ «Р. Ягодная» и КФ «Ручей Лисий» (Петровский, Плиева, 1986, 1987). Об этом свидетельствуют данные, приведенные в табл. 2.

Таким образом, КФ «Р. Лосянка» может рассматриваться как вариант горно-долинной гипоарктической флоры, характерной для лесотундровых территорий Анюйского нагорья, относящихся к Анюйской подпровинции Чукотской провинции Арктической флористической области.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Заславская Т. М., Сафронова И. Н. Флора окрестностей с. Островного в средней части бассейна р. Малый Анюй // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 8. С. 1115—1126. — *Заславская Т. М., Петровский В. В.* О флоре Люпвеемского горного массива (Анюйское нагорье) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 2. С. 162—174. — *Петровский В. В., Плиева Т. В.* К флоре Колымо-Анадырского водораздела // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1354—1365. — *Петровский В. В., Плиева Т. В.* О флоре восточной части Анюйского хребта // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1448—1459.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 X 1992

УДК 582.29 : 581.524.343 © Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 3

Н. Б. Истомина

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЭПИКСИЛЬНЫХ ЛИШАЙНИКОВЫХ ГРУППИРОВОК В ХОДЕ ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СУКЦЕССИИ НА ВЫРУБКАХ

N. B. ISTOMINA. PATTERNS OF FORMATION OF EPIXILIC LICHEN GROUPINGS IN THE NEMORAL SPRUCE FORESTS AFTER CLEANING

Выявлены некоторые особенности формирования эпиксильных лишайниковых группировок на разных стадиях послерубочной сукцессии неморальных ельников. Отмечено постепенное сокращение числа семейств, родов и видов в ходе сукцессии. Обнаружены экологически пластичные виды, которые с высокой частотой встречаемости присутствовали на всех исследованных стадиях. По комплексу условий вырубки 6—30 лет являются наиболее благоприятными для развития эпиксильных лишайников. Максимальные показатели видового богатства и обилия зарегистрированы на стадиях 6 и 16 лет. Выявлена группа специфичных видов, приуроченных только к данным стадиям возобновления. Минимальное число всех таксонов отмечено в березняке липняково-ясменниковом 60 лет.

Эпиксильные лишайники, произрастающие на гниющей древесине, широко представлены в различных лесных фитоценозах. При выпадении отдельных деревьев, а особенно при массовых ветровалах, в лесных экосистемах образуется обилие субстратов, на которых развивается эта экологическая группа лишайников. Весьма специфичные условия для эпиксильных лишайников создаются на вырубках, где также остается большое количество мертвой древесины в виде пней, стволов, сучьев. Однако в литературе практически отсутствуют сведения о распространении эпиксильных лишайников на свежих и впоследствии зарастающих вырубках.

В данной работе рассматриваются особенности формирования эпиксильных лишайниковых группировок на различных стадиях послерубочной сукцессии неморальных ельников.

Материал и методика

Основой для настоящей статьи послужили материалы, собранные в 1983—1984 гг. на территории Центрально-лесного биосферного заповедника и в его охранной зоне [Калининская (ныне Тверская) обл.]. Рассмотренный сукцессионный ряд представлен вырубками 2 и 6 лет, березняками 16 и 30 лет, березняком липняково-ясменниковым 60 лет, а также ельником липняково-ясменниковым (Piceetum asperuloso-tiliosum) со среднем возрастом ели 140 лет. Краткие описания фитоценозов составлены на основе имеющихся литературных данных (Карпов, Шапошников, 1983), материалов лесоустройства и геоботанических описаний вырубок, выполненных Н. Г. Улановой. Всего обследовано 295 пней различных древесных пород (от 30 до 75 на отдельных сукцессионных стадиях). При характеристике пней отмечали наличие коры, степень разложения древесины, их зарастание мхами и цветковыми растениями. Собрано 975 образцов лишайников. На основе полученных материалов определяли частоту встречаемости видов. Для выявления сходства эпиксильных лихенофлор различных сукцессионных стадий проводили кластерный анализ (рассчитывали коэффициенты сходства видовых составов Жаккара и строили дендрограмму).

Результаты и их обсуждение

Всего выявлено 43 вида лишайников, относящихся к 14 семействам, 19 родам (табл. 1). Лишайники в списке расположены по системе J. Poelt (1973). Однако число таксонов и состав видов на различных сукцессионных стадиях неодинаковы.

ТАБЛИЦА 1

Состав и встречаемость, % эпиксильных лишайников на разных стадиях сукцессии

Семейство, род, вид	Вырубка, лет		Березняк, лет			Ельник 140 лет
	2	6	16	30	60	
Opegraphaceae						
Opegrapha diaphora (Ach.) Ach.	1.3	—	—	—	—	—
Strigulaceae						
Acrocordia gemmata (Ach.) Massal.	1.3	—	—	—	—	—
Caliciaceae						
Chaenotheca chrysocephala (Turn.) Th. Fr.	1.3	—	—	—	—	—
C. stemonea (Ach.) Müll. Arg.	1.3	1.6	6.5	—	—	—
C. subroscida (Eitn.) Zahlbr.	1.3	—	—	—	—	—
Graphidaceae						
Graphis scripta (L.) Ach.	1.3	—	—	—	—	—
Melaspileaceae						
Melaspilea oxneri Mak.	2.7	1.6	2.2	—	—	—
Placynthiaceae						
Placynthium nigrum (Huds.) S. Gray	1.3	—	—	—	—	—
Peltigeraceae						
Peltigera canina (L.) Willd.	6.7	6.3	4.3	2.2	—	—
P. erumpens (Th. Tayl.) Vain.	—	3.1	2.2	—	—	—
P.polydactyla (Neck.) Hoffm.	—	—	2.2	2.2	—	—
P. spuria (Ach.) DC.	—	14.0	—	—	—	—
Lecideaceae						
Catillaria prasina (Fr.) Th. Fr.	—	—	2.2	—	—	—
Lecidella euphorea (Flk.) Hertel	1.3	1.6	—	—	—	—
Bacidia phacodes Koerb.	—	1.6	—	—	—	—
Lecanoraceae						
Haematomma elatinum (Ach.) Massal.	1.3	—	—	—	—	—
Lecanora impudens Degel.	2.7	—	—	—	—	5.9
Hypogymniaceae						
Hypogymnia physodes (L.) Nyl.	41.3	—	2.2	—	—	2.9
Parmeliaceae						
Cetraria pinastri (Scop.) S. Gray	2.7	7.8	2.2	—	—	—
Parmeliopsis ambigua (Wulf.) Nyl.	14.7	10.9	2.2	2.2	—	—
P. hyperopta (Ach.) Arnold	1.3	1.6	—	2.2	—	—
Cladoniaceae						
Cladonia bacillaris (Ach.) Nyl.	—	1.6	—	—	—	—
C. botrytes (Hagen) Willd.	—	15.6	2.2	—	—	—
C. cenotea (Ach.) Schaer.	6.7	10.9	4.3	4.3	—	2.9
C. chlorophaea (Flk.) Spreng.	6.7	40.6	21.7	2.2	—	2.9
C. cornuta (L.) Hoffm.	2.7	1.6	6.5	8.7	—	—
C. crispata (Ach.) Flot.	—	6.3	19.6	21.7	3.3	—

Семейство, род, вид	Вырубка, лет		Березняк, лет			Ельник 140 лет
	2	6	16	30	60	
C. digitata (L.) Hoffm.	34.7	34.4	45.6	43.5	56.7	41.1
C. fimbriata (L.) Fr.	6.7	59.4	21.7	19.6	13.3	11.8
C. furcata (Huds.) Schrad.	—	—	2.2	2.2	—	—
C. glauca Flk.	20.0	7.8	28.3	30.4	26.7	23.5
C. gracilis (L.) Willd.	—	3.1	13.0	4.3	—	—
C. grayi Merr.	—	1.6	4.3	2.2	—	—
C. ochrochlora Flk.	72.0	84.3	89.1	71.7	90.0	88.7
C. ramulosa (With.) Laundon.	1.3	1.6	4.3	2.2	—	—
C. rei Schaer.	1.3	3.1	6.5	—	—	—
C. squamosa (Scop.) Hoffm.	4.0	3.1	26.0	10.9	6.7	5.9
C. subulata (L.) Wigg.	—	—	2.2	2.2	—	—
Cladina arbuscula (Wallr.) Hale et W. Culb.	—	4.7	13.0	6.5	—	—
C. mitis (Sandst.) Hustich.	—	9.4	4.3	2.2	—	—
C. rangiferina (L.) Nyl.	1.3	6.3	17.4	19.6	—	—
Pertusariaceae						
Ochrolechia arborea (Krey.) Almb.	—	17.2	—	—	—	—
Lichenes imperfecti						
Lepraria incana (L.) Ach.	84.0	67.2	34.8	28.3	23.3	73.5

Вырубка 2 лет

Сплошная рубка проводилась в 1982—1983 гг. Степень нарушенности почвенного и растительного покрова средняя. Сохранился подлесок из липы *Tilia cordata*,[1] клена *Acer platanoides*, ильма *Ulmus glabra*. Травяно-кустарничковый ярус представлен видами, типичными для неморальных ельников: сныть обыкновенная *Aegopodium podagraria*, ясменник душистый *Galium odoratum*, медуница неясная *Pulmonaria obscura*, печеночница благородная *Hepatica nobilis*. Напочвенный моховой покров развит слабо. Обследовано 75 пней. Пни с потемневшим торцом. Кора плотно прилегает к древесине. Признаков разложения древесины нет. Степень покрытия корой составляет 70%. На вырубке зарегистрировано 28 видов лишайников. В основном это виды, произраставшие на стволах до рубки. Только здесь нами отмечены *Opegrapha diaphora, Acrocordia gemmata, Graphis scripta, Placynthium nigrum, Haematomma elatinum*. Доминирующую роль с частотой встречаемости от 35 до 84% играют *Cladonia digitata, C. ochrochlora, Hypogymnia physodes, Lepraria incana*.

Вырубка 6 лет

Сплошная рубка ельника неморально-кисличного проводилась в 1978—1979 гг. Способ рубки привел к сильному нарушению почвенного покрова. Вырубка находится на травянистой стадии возобновления. Доминирующее положение занимают иван-чай *Chamerion angustifolium*, ситник развесистый *Juncus effusus*, рогоз широколистный *Typha latifolia*. Встречены мелколиственные породы: береза *Betula pendula, B. pubescens*, осина *Populus tremula* от 1.5 до 3 м выс.; кустарники: ива *Salix* sp., жимолость *Lonicera xylosteum*. Обследовано 64 пня. Кора на пнях легко отстает от древесины, степень ее покрытия составляет 45%. На торцовых частях пней появляются мхи. Зарегистрировано 30 видов лишайников. На коре

[1] Латинские названия высших растений даны по С. К. Черепанову (1981).

продолжают развиваться *Chaenotheca stemonea, Melaspilea oxneri, Lecidella euphorea.* Отмечены виды, произрастающие и на коре, и на разлагающейся древесине: *Cetraria pinastri, Parmeliopsis ambigua, P. hyperopta.* Преобладают лишайники сем. *Cladoniaceae*, среди которых доминируют *Cladonia digitata, C. fimbriata, C. ochrochlora, C. chlorophaea*, а также *Lepraria incana.* Частота встречаемости этих видов составляет от 34 до 84%. Однако только на этой вырубке нами найдены *Ochrolechia arborea, Bacidia phacodes, Peltigera spuria, Cladonia bacillaris.*

Березняк 16 лет

Сплошная рубка проводилась в 1968 г. со средней степенью нарушенности почвенного и растительного покрова. В древостое присутствуют береза и ель (единично). Подлесок хорошо развит и состоит из клена, рябины *Sorbus aucuparia*, малины *Rubus idaeus*, все растения от 1 до 3 м выс. Травяно-кустарничковый ярус развит слабо. Встречаются медуница неясная, звездчатка дубравная *Stellaria nemorum*, зеленчук желтый *Galeobdolon luteum*, кислица обыкновенная *Oxalis acetosella.* На вырубке обследовано 46 пней. Древесина их сильно разрушена, кора практически отсутствует, лишь на некоторых степень покрытия корой составляет 10%. Пни заселяются мхами, среди которых развиваются лишайники сем. *Peltigeraceae* (*Peltigera canina, P. erumpens, P. polydactyla*). На коре и обнаженной древесине развиваются *Chaenotheca stemonea, Melaspilea oxneri, Hypogymnia physodes, Parmeliopsis ambigua, P. hyperopta.* Только в данном фитоценозе нами обнаружена *Catillaria prasina.* Как и на вырубке 6 лет, преобладают лишайники сем. *Cladoniaceae.* Высокая частота встречаемости *Cladonia ochrochlora, C. digitata, C. glauca, C. squamosa* на данной стадии составляет 26—89%.

Березняк 30 лет

Рубка проводилась выборочно с минимальной степенью нарушения почвенного покрова. В настоящее время на месте рубки развивается березняк неморально-кисличный. Формула древостоя 8Б1Ос1Е (Б — береза, Ос — осина, Е — ель). Стволы от 4 до 8 см в диам. и 10—15 м выс. Подлесок сформирован из рябины, липы, малины. Травяно-кустарничковый ярус развит равномерно и состоит из типичных для неморальной флоры видов, таких как медуница неясная, ясменник душистый, зеленчук желтый, сныть обыкновенная. Обследовано 46 пней. На данной стадии очень сильно изменяется древесный субстрат. Степень покрытия пней корой составляет всего около 2%. Древесина гнилая, трухлявая, легко рассыпается. На пнях, кроме мхов, появляются цветковые растения. В березняке зарегистрировано 22 вида лишайников, из которых 17 — представители сем. *Cladoniaceae.* Практически отсутствуют виды, произраставшие на коре. Гораздо реже встречаются лишайники, развивающиеся на обнаженной древесине. Доминируют *Cladonia ochrochlora, C. digitata, C. glauca* с частотой встречаемости 30—72%.

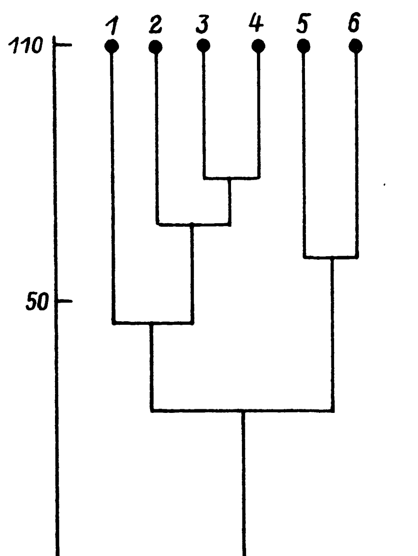
Березняк липняково-ясменниковый 60 лет

Формула древостоя 9Б1Ос. Подлесок состоит из рябины, липы, жимолости. Травяно-кустарничковый ярус представлен неморальными видами, такими как зеленчук желтый, сныть обыкновенная, ожика волосистая *Luzula pilosa.* Обследовано 30 пней. Пни имеют гнилую древесину и полностью покрыты мхами и цветковыми растениями, кора отсутствует. Зарегистрировано наименьшее число видов — 7, доминируют *Cladonia ochrochlora* (90%) и *C. digitata* (57%).

Ельник липняково-ясменниковый

Формула древостоя 8Е2Ос. Береза встречается единично. Возраст ели 140—160 лет. Подрост 8 Кл1Л1Е (Кл — клен, Л — липа, Е — ель). Подлесок состоит из рябины и жимолости. Травостой мозаичен и складывается из растений неморального комплекса: медуницы неясной, ясменника душистого, зеленчука желтого, звездчатки узколистной. Напочвенный моховой покров развит слабо (15%). Обследовано 34 пня. Пни с сильно разрушенной и гнилой древесиной, кора отсутствует. Древесные субстраты полностью покрыты мхами и цветковыми растениями. Зарегистрировано 10 видов лишайников. Доминантами являются *Cladonia ochrochlora* (89%) и *C. digitata* (41%). Специфичных видов для данного фитоценоза не обнаружено.

На дендрограмме сходства видовых составов исследованных сукцессионных стадий выделяются две группы (см. рисунок): одна образована березняком липняково-ясменниковым (60 лет) и ельником липняково-ясменниковым (140 лет), другая — вырубкой (6 лет) и молодыми березняками (16 и 30 лет). Наибольшее сходство отмечено между молодыми березняками 16 и 30 лет. Данные стадии наиболее близки по комплексу фитоценотических признаков и характеристикам древесного субстрата. К этой же группе можно отнести вырубку 2 лет. Специфика эпиксильной лихенофлоры пней 2-летней вырубки определяется тем, что для нее характерно наличие видов, произраставших в основаниях стволов деревьев до рубки. Аналогичные данные для свежих пней с неопавшей корой были получены Н. С. Голубковой (1959). По мере того как опадает кора, на пнях в изобилии развиваются лишайники, предпочитающие обнаженную и гнилую древесину. К стадии березняков 16—30 лет виды, приуроченные в своем развитии к коре (*Melaspilea oxneri, Cetraria pinastri, Parmeliopsis ambigua, Hypogymnia physodes*), исчезают. В связи с этим заметно сокращается число семейств и родов (табл. 2). Однако резкого сокращения числа видов на этой стадии не наблюдается. Минимальное число всех таксонов отмечено в березняке 60 лет. Доминирующее положение по числу видов и встречаемости на всех исследованных стадиях занима-



Дендрограмма сходства видовых составов группировок эпиксильных лишайников различных стадий восстановительной сукцессии.

1 — вырубка 2 лет, *2* — вырубка 6 лет, *3* — березняк 16 лет, *4* — березняк 30 лет, *5* — березняк липняково-ясменниковый 60 лет, *6* — ельник липняково-ясменниковый. По оси ординат — %.

ТАБЛИЦА 2

Число семейств, родов, видов лишайников на разных стадиях возобновления растительности

Таксоны	Вырубка, лет		Березняк, лет			Ельник 140 лет
	2	6	16	30	60	
Семейства	14	9	8	4	2	4
Роды	16	11	10	5	2	4
Виды	28	30	29	22	7	10
Виды сем. *Cladoniaceae*	11	18	19	17	6	7

ет сем. *Cladoniaceae* (39—80% от общего числа видов). Максимальное число видов этого семейства (17—19) зарегистрировано на вырубке 6 лет и березняках 16, 30 лет, причем целая группа видов отмечена только на данных стадиях (*Cladonia furcata, C. crispata, C. gracilis, C. grayi, C. subulata, C. botrytes, Cladina arbuscula, C. rangiferina*). На этих же стадиях развиваются различные виды рода *Peltigera* (*P. spuria, P. erumpens, P. polydactyla, P. canina*), не обнаруженные на более ранних стадиях и исчезающие при дальнейшем разложении пней. Однако есть виды, обладающие экологической пластичностью, которые с высокой частотой встречаемости присутствовали на всех стадиях сукцессии (*Cladonia digitata, C. fimbriata, C. ochrochlora, C. squamosa, C. glauca, Lepraria incana*).

В заключение следует отметить, что по комплексу микроклиматических условий и по характеру древесного субстрата возрастные стадии 6—30 лет в исследованном ряду послерубочных сукцессий неморальных ельников являются наиболее благоприятными для развития эпиксильных лишайниковых группировок. Об этом свидетельствуют видовое богатство лишайников и высокое обилие большинства их видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубкова Н. С. Очерк флоры лишайников Московской области и смежных районов // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 2. С. 153—161. — *Карпов В. Г., Шапошников Е. С.* Еловые леса территории // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 7—31. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Poelt J.* Classification // The lichens. N. Y; London, 1973. P. 599—632.

Центрально-Лесной биосферный заповедник
Пос. Заповедный, Тверская обл.

Получено 24 II 1992

УДК 581.55 (571.511) © Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 3

Л. Л. Заноха

КЛАССИФИКАЦИЯ ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ ПОЛУОСТРОВА ТАЙМЫР: АССОЦИАЦИЯ PEDICULARI VERTICILLATAE—ASTRAGALETUM ARCTICI

L. L. ZANOKHA. CLASSIFICATION OF MEADOW COMMUNITIES OF THE TUNDRA ZONE IN THE TAIMYR PENINSULA: THE ASSOCIATION PEDICULARI VERTICILLATAE—ASTRAGALETUM ARCTICI

Приведены полные списки видов конкретных описаний и подробная характеристика основной луговой ассоциации п-ова Таймыр Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici. Ассоциация характеризуется сомкнутым и густым травостоем из мезофильных видов злаков, бобовых, разнотравья 2-ярусного сложения. Основными доминантами и содоминантами являются *Festuca cryophila, Poa alpigena, Cerastium maximum, Myosotis asiatica, Pachypleurum alpinum, Polemonium boreale, Astragalus alpinus* subsp. *arcticus, A. umbellatus, Hedysarum hedysaroides*; всего около 10 видов. Разнообразнее всего по составу и строению травяного яруса ассоциация представлена в подзоне типичных тундр. В подзоне южных и арктических тундр, т. е. на границах своего распространения, набор доминантов обеднен, вследствие чего сообщества этой ассоциации физиономически выглядят однообразно. На основании флористических различий ассоциация подразделена на 3 викарианта — campanulosum rotundifoliae, typicum, potentillosum hyparcticae, ареалы которых совпадают с зональным делением п-ова Таймыр.

Луговые сообщества являются одним из компонентов растительного покрова тундровой зоны. В условиях Крайнего Севера они формируются только при особенно благоприятном сочетании экологических факторов — тепла, влаги, мощности снежного покрова и длительности его лежания, глубины протаивания мерзлоты (Богдановская-Гиенэф, 1938; Тихомиров, 1946; Чернов, 1980). Такое сочетание чаще всего встречается на склонах южной экспозиции в долинах рек. Зимой они хорошо укрыты снегом, который сходит до начала вегетации. Южная экспозиция склона обеспечивает благоприятный термический режим, а сток талых вод весной и атмосферные осадки поддерживают необходимую влажность почвы. Развивающийся здесь пышный и красочный покров из злаков, бобовых и разнотравья резко контрастирует с зональной растительностью на водоразделах с мощной моховой дерниной и хорошо развитым кустарниковым или кустарничковым ярусом. Некоторые исследователи (Андреев, 1931, 1932, 1935; Сочава, 1932, 1933; Александрова, 1939, 1946, 1956, 1971, 1977) не признавали существования в Арктике лугов в общепринятом понимании и, несмотря на очевидные различия в строении зональных и луговых сообществ, включали их в тундровый тип растительности или выделяли в самостоятельный — луговинный тип. Напротив, А. А. Корчагин (1933) и Б. А. Тихомиров (1946) считали, что по основным показателям структуры эти сообщества принципиально ничем не отличаются от лугов в других зонах. Расхождению взглядов во многом способствовала слабая изученность арктических лугов. Из-за спорадического распространения и небольших площадей (25—50 м^2) они мало привлекали к себе внимание тундроведов.

Исследования луговой растительности проводились с 1975 по 1988 г. в разных подзонах тундровой зоны п-ова Таймыр (рис. 1). Изучались особенности условий, в которых формируются луга, их сезонная динамика, продуктивность, делались подробные геоботанические описания.

Впервые попытку разделить луга Арктики на группы мы встречаем у Тихомирова (1946). Однако из-за отсутствия конкретных сведений типология луговых сообществ не была доведена автором до конца. В последнее десятилетие появились публикации, в которых рассматриваются вопросы классификации тундровых лугов (Матвеева, 1978, 1979, 1985; Матвеева, Заноха, 1986).

В основу предлагаемой работы положены принципы классификации растительности, разработанные школой Браун-Бланке (Becking, 1957; Westhoff, van der

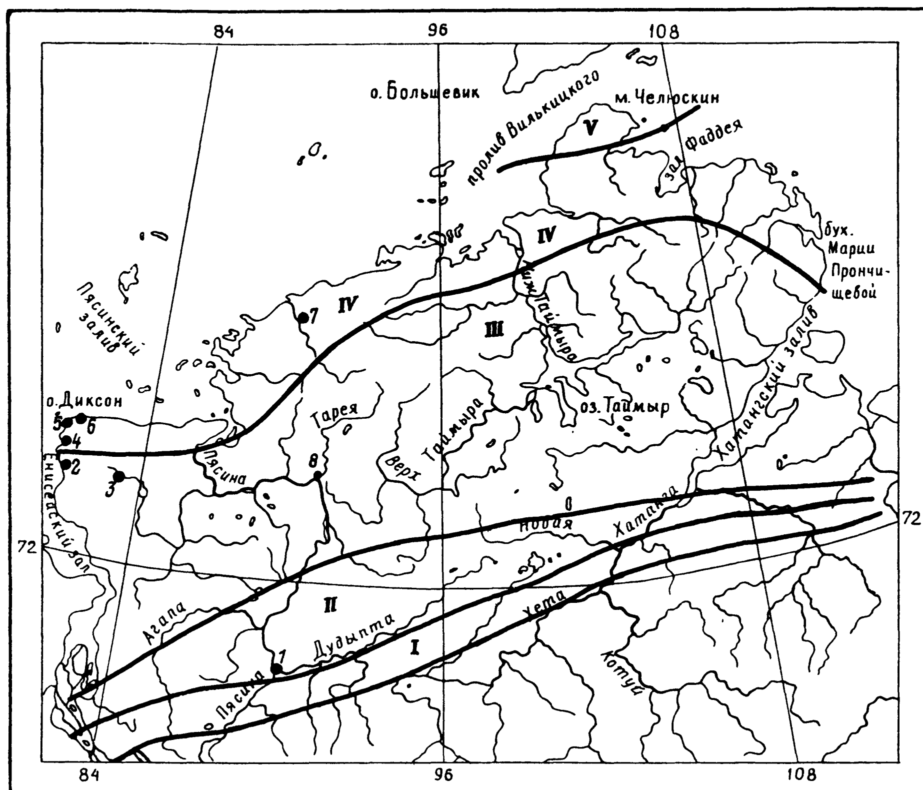


Рис. 1. Схема зонального деления п-ова Таймыр (по: Чернов, Матвеева, 1979).

I — лесотундра; подзоны тундр: *II* — южных, *III* — типичных, *IV* — арктических; *V* — зона полярных пустынь. Пункты исследования: *1* — пос. Кресты, *2* — устье р. Рогозинки, *3* — среднее течение р. Сырадасай, *4* — бухта Ефремов камень, *5* — пос. Диксон, *6* — устье р. Убойной, *7* — среднее течение р. Ленивой, *8* — пос. Тарея.

Maarel, 1973). В результате обработки более 200 геоботанических описаний лугов из различных подзон тундровой зоны п-ова Таймыр выделены 3 ассоциации [1] — Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici, Saxifrago hirculi—Poetum alpigenae, Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi. Они хорошо дифференцированы флористически, экологически и физиономически (Заноха, 1989).

В данной работе приведен диагноз одной из ассоциаций — Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici ass. nov. (см. таблицу).

Состав. В диагностическую комбинацию видов [2] ассоциации входят преферентные характерные (*Astragalus alpinus* subsp. *arcticus*,[3] *Hedysarum hedysaroides, Arnica iljinii, Polygonum bistorta*) и дифференцирующие (*Erigeron eriocephalus, Festuca vivipara, Pedicularis verticillata, Silene paucifolia, Potentilla stipularis*) виды. Высокое постоянство (IV, V классы константности) имеют *Festuca cryophila, Cerastium maximum, Myosotis asiatica, Poa alpigena, Pachypleurum alpinum, Ranunculus borealis, Polemonium boreale, Polygonum viviparum.* Предположительно это — диагностические виды синтаксона более высокого ранга. Всего в ассоциации

---

[1] Названия синтаксонов даны в соответствии с Code of phytosociological nomenclature (Barkman et al., 1986).

[2] Определение терминов дано по R. Becking (1957), Я. Баркман (1991).

[3] Латинские названия сосудистых растений приведены по «Арктической флоре СССР» (1960—1987).

Ассоциация Peciculari verticillatae—

Название синтаксона	Викариант													
	campanulosum rotundifoliae										typi			
Номер описания	А	Б	C*	1	4	6	3в	3а	9а	9б	3с	27	52	16
Проективное покрытие цветковых, %	100	100	100	100	100	100	90	90	100	100	80	80	80	100
Высота травяного яруса, см	25—30	25—30	25—30	25—30	25—30	25—30	30—35	30—35	30—35	25—30	25—30	20—25	20—25	20—25
Число видов в сообществе	36	36	43	42	39	42	37	37	41	43	31	36	30	30
Диагностическая комбинация видов ассоциации Pediculari														
Виды														
Astragalus alpinus subsp. *arcticus*	4	4	3	4	4	3	+	+	2	+	2	2	3	·
Erigeron eriocephalus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	+	+	·
Festuca vivipara	1	3	+	+	1	+	+	+	2	2	·	+	+	+
Pedicularis verticillata	·	·	+	+	+	+	+	·	+	+	1	·	+	·
Hedysarum hedysaroides	+	·	+	·	+	2	4	4	3	1	r	·	·	2
Potentilla stipularis	·	+	+	·	+	+	+	+	+	+	·	+	·	+
Arnica iljinii	2	+	·	+	·	·	·	+	1	1	+	+	+	·
Silene paucifolia	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	·
Polygonum bistorta s. l.	·	·	·	+	+	+	·	·	·	+	·	·	·	·
Диагностическая комбинация видов														
Festuca cryophila	2	+	3	+	+	+	+	+	1	1	+	1	1	1
Myosotis asiatica	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	1	1	2	1
Cerastium maximum	1	1	+	+	+	+	+	+	2	2	+	1	1	+
Poa alpigena s. l.	+	+	+	+	1	1	+	+	+	+	+	2	2	1
Pachypleurum alpinum	+	+	+	·	·	·	·	+	+	+	·	+	1	1
Ranunculus borealis	·	·	+	+	·	·	·	·	2	2	1	2	2	1
Polemonium boreale	+	+	+	+	·	+	+	+	+	+	·	·	·	·
Polygonum viviparum	+	+	+	1	+	+	+	+	2	2	2	2	+	3
Valeriana capitata	1	1	2	1	+	+	+	+	+	1	2	+	+	1
Tanacetum bipinnatum	+	+	+	+	·	+	+	·	+	2	·	·	·	·
Astragalus umbellatus	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	3	2	2	3
Taraxacum macilentum	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	r	+	+
Диагностическая комбинация видов викарианта														
Campanula rotundifolia	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	·	·	·
Armeria maritima	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	·	·	·
Arenaria stenophylla subsp. *polaris*	+	+	+	·	+	+	+	+	+	+	·	·	·	·
Dianthus repens	+	+	+	+	+	+	+	·	+	+	·	·	·	·
Vaccinium uliginosum subsp. *microphyllum*	+	1	1	1	1	+	1	1	+	+	·	·	·	·
Salix lanata s. l.	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	·	2	1	·
Stellaria ciliatosepala	+	·	+	+	+	+	+	+	+	+	·	·	·	·
Arabis petrea subsp. *septentrionalis*	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	·	·	·
Koeleria asiatica	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	·	·	·
Salix nummularia	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	·	·	·	·
Betula nana	r	+	+	+	+	+	+	+	·	·	·	·	·	·
Thymus reverdattoanus	1	1	1	·	+	·	+	+	·	·	·	·	·	·
Minuartia arctica	+	·	·	+	+	+	+	+	·	+	·	·	·	·
Claytonia joanneana	·	·	·	+	+	+	r	r	·	+	·	·	·	·
Arctous alpina	1	+	+	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·
Arctagrostis arundinacea	+	·	+	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·
Papaver angustifolium	·	·	r	r	r	r	r	·	·	·	·	·	·	·
Artemisia borealis	+	·	·	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·
Rumex graminifolius	·	r	·	·	·	·	·	r	+	+	·	·	·	·
Carex melanocarpa	+	·	+	r	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Taraxacum ceratophorum	·	·	·	r	·	·	·	·	+	1	·	·	·	·
Astragalus frigidus	·	·	r	·	·	·	·	·	+	+	·	·	·	·
Sanguisorba officinalis	·	·	r	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·

Astragaletum arctici

Викариант																Постоянство видов викарианта campanulosum rotundifoliae	Постоянство видов викарианта typicum	Постоянство видов викарианта potentillosum hyparcticae
cum						potentillosum hyparcticae												
19	5	7	126	15*	17	71	73	74	3	8	9	10*	11	12	13			
100	100	100	100	100	90	70	70	70	90	90	90	90	90	90	80			
20—25	25—30	25—30	15—20	15—20	15—20	8—10	10—15	10—15	10—15	10—15	10—15	10—15	8—10	8—10	10—15			
33	28	20	41	34	27	24	27	27	28	21	24	28	16	19	17			
verticillatae—Astragaletum arctici																		
·	·	·	+	2	2	4	2	2	·	·	·	+	·	·	2	V^{+-4}	III^{+-3}	III^{+-4}
+	·	·	+	+	+	·	·	·	·	·	·	+	·	·	+	V^{+}	III^{+}	I^{+}
+	+	+	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{+-3}	V^{+}	·
·	·	·	r	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	IV^{+}	III^{r-1}	·
2	3	4	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	IV^{+-4}	IV^{r-4}	·
+	·	·	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	IV^{+}	III^{+}	·
·	·	·	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	III^{+-2}	III^{+}	·
·	+	·	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{+}	III+	·
1	3	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II^{+}	1^{1-3}	·
синтаксона выше ассоциации																		
2	1	+	+	2	2	1	2	2	2	2	2	3	2	2	2	V^{+-3}	V^{+-2}	V^{1-3}
1	r	r	1	2	1	2	2	1	2	1	2	2	2	2	2	V^{+-1}	V^{r-2}	V^{1-2}
2	+	+	2	2	2	1	1	2	2	+	+	+	1	1	2	V^{+-2}	V^{+-2}	V^{+-2}
1	+	+	2	1	+	2	+	+	2	+	+	+	·	·	+	V^{+-1}	V^{+-2}	IV^{+-2}
2	·	r	+	2	2	+	1	1	2	+	1	+	·	+	+	III^{+}	IV^{r-2}	V^{+-2}
1	+	+	2	+	·	·	+	+	+	·	+	+	·	·	+	II^{+-2}	V^{+-2}	III^{+}
·	·	·	2	2	2	1	1	+	+	2	2	2	3	3	2	V^{+}	II^{2}	V^{+-3}
3	2	2	1	+	·	·	·	·	r	+	·	2	+	+	+	V^{+-2}	V^{+-3}	V^{r-2}
1	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{+-2}	IV^{+-2}	·
·	·	·	2	2	2	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{+-2}	II^{2}	·
2	·	·	3	+	·	·	4	2	2	3	2	2	3	3	2	·	IV^{+-3}	V^{2-4}
1	1	+	+	·	·	+	+	+	+	+	·	+	·	·	+	·	IV^{r-1}	IV^{+}
campanulosum rotundifoliae																		
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{+}	·	·
·	·	·	+	r	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{+}	I^{r-+}	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{+}	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{+}	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{+-1}	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{+-1}	I^{1-2}	·
·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{+}	I^{+}	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	r	r	+	V^{+}	·	II^{r-+}
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{+}	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{+}	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{r-+}	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	III^{+-1}	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	IV^{+}	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	III^{r-+}	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	III^{+-1}	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	III^{+}	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	III	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II^{+}	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II^{r-+}	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II^{r-+}	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II^{r-1}	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II^{r-+}	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	I^{r}	·	·

Название синтаксона	Викариант													
	campanulosum rotundifoliae										typi			
Номер описания	А	Б	С*	1	4	6	3в	3а	9а	9б	3с	27	52	16
Проективное покрытие цветковых, %	100	100	100	100	100	100	90	90	100	100	80	80	80	100
Высота травяного яруса, см	25–30	25–30	25–30	25–30	25–30	25–30	30–35	30–35	30–35	25–30	25–30	20–25	20–25	20–25
Число видов в сообществе	36	36	43	42	39	42	37	37	41	43	31	36	30	30
Диагностическая комбинация видов														
Gastrolychnis apetala	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+
Thalictrum alpinum	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	r	+
Rumex acetosa subsp. *pseudoxyria*	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+
Eutrema edwardsii	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	+
Delphinium middendorffii	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	·
Galium densiflorum	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	2	2	2	·
Chrysosplenium alternifolium	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+
Oxytropis arctica subsp. *taimyrensis*	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Minuartia rubella	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Androsace chamaejasme subsp. *arcti-sibirica*	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Roegneria borealis	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	1	·
Carex rupestris	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Диагностическая комбинация видов викарианта														
Taraxacum arcticum	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Papaver polare	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·
Draba glacialis	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	r	+	r	·
Cerastium beeringianum subsp. *bialy-nickii*	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+
Potentilla hyparctica	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Saxifraga nivalis	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Festuca brachyphylla	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·
Pedicularis sudetica subsp. *interioroides*	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Saxifraga cespitosa	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Прочие														
Luzula confusa	+	+	·	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Alopecurus alpinus	+	+	·	+	+	+	·	+	+	+	·	+	+	·
Saxifraga nelsoniana	·	·	+	+	+	+	+	+	+	+	·	2	+	+
Gastrolychnis affinis	+	·	+	+	+	+	+	·	r	r	·	·	·	·
Poa arctica	1	1	+	·	·	·	·	·	+	+	·	·	·	·
Trisetum spicatum	·	·	+	·	·	·	·	·	+	+	·	·	·	·
Dryas punctata	2	2	2	2	2	2	2	2	+	+	1	·	·	1
Lagotis minor	·	+	r	r	r	r	r	r	+	+	+	+	+	+
Equisetum arvense subsp. *boreale*	+	+	+	1	1	1	+	1	2	2	·	·	·	·
Artemisia tilesii	·	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	r	r	+
Parrya nudicaulis	+	·	·	+	+	+	+	+	·	·	+	r	·	·
Saxifraga hieracifolia	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	+	·	r
Draba hirta	·	r	r	·	·	r	·	·	+	+	·	·	·	·
Poa glauca	·	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Lloydia serotina	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+
Saxifraga cernua	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+	+
Senecio resedifolius	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+
Pedicularis oederi	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+
Saussurea tilesii	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	1
Eritrichium villosum	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Eritrichium villosum	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	r	·	·	·
Salix polaris	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+

Викариант																Постоянство видов викарианта campanulosum rotundifoliae	Постоянство видов викарианта typicum	Постоянство видов викарианта potentillosum hyparcticae
cum						potentillosum hyparcticae												
19	5	7	126	15*	17	71	73	74	3	8	9	10*	11	12	13			
100	100	100	100	100	90	70	70	70	90	90	90	90	90	90	80			
20—25	25—30	25—30	15—20	15—20	15—20	8—10	10—15	10—15	10—15	10—15	10—15	10—15	8—10	8—10	10—15			
33	28	20	41	34	27	24	27	27	28	21	24	28	16	19	17			
викарианта typicum																		
·	r	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	III^{r-+}	·
r	r	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	III^{r-+}	·
+	+	·	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	III^{+}	·
r	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II^{r-+}	·
·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II^{+}	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II^{2}	·
·	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II^{+}	·
·	·	·	+	2	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II^{+-2}	·
·	·	·	+	+	r	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II^{r-+}	·
·	·	·	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II^{+}	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	I^{1}	·
+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	I^{+}	·
potentillosum hyparcticae																		
r	·	·	·	+	+	+	1	1	+	2	+	+	+	·	+	·	II^{r-+}	V^{+-2}
·	·	·	+	+	+	+	+	+	+	·	+	+	+	+	+	·	III^{+}	V^{+}
·	·	·	·	·	·	+	+	1	+	+	+	+	·	+	+	·	II^{r-+}	V^{+-1}
·	+	+	·	·	·	·	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	II^{+}	V^{+}
·	·	·	+	2	1	+	1	1	+	+	2	1	1	+	+	·	II^{+-2}	V^{+-2}
·	·	·	·	+	+	+	·	+	+	·	+	+	+	+	+	·	I^{+}	IV^{+}
·	·	·	·	·	·	1	+	+	+	2	2	+	1	+	+	·	I^{+}	V^{+-2}
·	·	·	·	·	·	·	·	·	r	·	+	r	·	·	r	·	·	II^{r-+}
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	r	·	·	·	r	·	·	I^{r}
виды																		
·	+	·	+	+	+	·	·	+	·	·	2	+	·	·	+	V^{+}	IV^{+}	II^{+-2}
+	+	·	+	+	·	+	·	·	·	+	+	+	·	·	+	IV^{+}	III^{+}	III^{+}
+	+	·	+	r	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	r	IV^{+}	IV^{r-2}	I^{r-+}
·	·	·	+	·	+	+	+	·	+	·	+	·	·	·	·	V^{r-+}	I^{+}	II^{+}
·	·	2	·	·	·	·	2	2	·	·	2	+	·	·	·	III^{+-1}	I^{2}	II^{+-2}
+	·	·	·	·	·	r	r	r	+	·	·	·	·	·	·	II^{+}	I^{+}	II^{r-+}
1	·	·	+	+	1	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{+-2}	III^{+-1}	·
r	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{r-+}	III^{r-+}	·
·	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{+-2}	II^{+}	·
·	r	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V^{+}	III^{r-+}	·
·	·	·	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	III^{+}	II^{r-+}	·
r	r	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	I^{+}	III^{r-+}	·
·	·	·	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	III^{r-+}	II^{+}	·
·	·	·	·	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	I^{+}	I^{+}	·
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	V^{+}	V^{+}
+	+	+	+	·	·	1	+	+	2	1	+	2	1	1	1	I^{+}	IV^{+}	V^{+-2}
+	+	·	+	+	+	+	1	1	2	1	2	2	·	·	·	·	V^{+}	IV^{+-2}
·	r	·	+	·	·	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	·	III^{r-+}	V^{+-1}
1	+	·	+	·	+	·	+	+	2	+	·	·	·	·	·	·	IV^{+-1}	II^{+-2}
1	r	+	+	·	+	·	+	+	+	r	·	·	r	1	+	·	III^{r-+}	IV^{r-1}
·	·	·	·	+	+	·	+	·	·	+	·	r	·	·	·	·	II^{r-+}	II^{r-+}
+	·	+	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	III^{+}	·

Название синтаксона	Викариант													
	campanulosum rotundifoliae										1			
Номер описания	А	Б	С*	1	4	6	3в	3а	9а	9б	3с	27	52	1
Проективное покрытие цветковых, %	100	100	100	100	100	100	90	90	100	100	80	80	80	1
Высота травяного яруса, см	25—30	25—30	25—30	25—30	25—30	25—30	30—35	30—35	30—35	25—30	25—30	20—25	20—25	2(2
Число видов в сообществе	36	36	43	42	39	42	37	37	41	43	31	36	30	3
Cortusa matthiolii subsp. *altaica*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	.	
Salix arctica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Saxifraga hirculus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	

Примечание. Римскими цифрами указан класс постоянства; «r», «+» и арабскими цифра
чены номера описаний номенклатурного типа синтаксона. При выделении синтаксонов их споровый ком

отмечено 96 видов. В конкретных сообществах в зависимости от их подзонального положения встречается в среднем от 23 (подзона арктических тундр) до 40 (подзона южных тундр) видов.

Структура. Для сообществ ассоциации характерен сомкнутый и густой травостой из мезофильных видов злаков, бобовых и разнотравья преимущественно 2-ярусного сложения. Доминируют и содоминируют в различных комбинациях и количественных соотношениях около 10 видов: *Festuca cryophila, Myosotis asiatica, Cerastium maximum, Poa alpigena, Pachypleurum alpinum, Polemonium boreale, Astragalus alpinus* subsp. *arcticus, A. umbellatus, Hedysarum hedysaroides* и др. (рис. 2).

В отдельных сообществах число видов с заметным обилием не превышает 5—7; остальные из перечисленных выше растений, как правило, присутствуют, но в небольших количествах, что, на наш взгляд, свидетельствует об их фитоценотической замещаемости. Обычны, нередко обильны кустарнички *Dryas punctata* в подзонах южных и типичных тундр, *Salix polaris* или *S. arctica* в подзоне арктических тундр. Вертикальный профиль травостоя 25—35 см выс. Верхний разреженный (сомкнутостью 10—25%) ярус слагают *Poa alpigena, Festuca cryophila, Hedysarum hedysaroides, Polygonum bistorta, Ranunculus borealis, Polygonum viviparum*, а нижний 12—18 см выс. (сомкнутостью 40—50%) — *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus, A. umbellatus, Polemonium boreale, Cerastium maximum, Myosotis asiatica, Pachypleurum alpinum*. Довольно густой полог 5—7 см выс. образуют вегетативные побеги и листья растений. Моховой покров 0.5—0.7 см толщ., состоящий преимущественно из *Drepanocladus uncinatus, Polytrichum alpinum, Brachythecium mildeanum*,[4] сильно угнетен. Лишайники единичны. Горизонтальная структура сообществ ассоциации зависит от механического состава почв. Сравнительно однородные травостои формируются на супесях и легких суглинках. Для склонов с более тяжелыми почвами характерен мелкобугорковый нанорельеф. В соответствии с этим выделяются 2 микрогруппировки — злаково-разнотравная (*Festuca cryophila, Poa alpigena, Astragalus alpinus* subsp. *arcticus, A. umbellatus, Cerastium maximum, Polygonum viviparum* и др.) на бугорках и разнотравная (*Myosotis asiatica, Valeriana capitata, Draba glacialis*) в понижениях между ними (рис. 3).

Основная масса растений цветет с третьей декады июля по вторую декаду августа. На этот период приходится и наиболее красочная смена аспектов в

---

[4] Латинские названия мхов приведены по «Определителю листостебельных мхов Арктики СССР» (Абрамова и др., 1961).

Викариант																Постоянство видов викарианта campanulosum rotundifoliae	Постоянство видов викарианта typicum	Постоянство видов викарианта potentillosum hyparcticae
cum						potentillosum hyparcticae												
19	5	7	126	15*	17	71	73	74	3	8	9	10*	11	12	13			
100	100	100	100	100	90	70	70	70	90	90	90	90	90	90	80			
20–25	25–30	25–30	15–20	15–20	15–20	8–10	10–15	10–15	10–15	10–15	10–15	10–15	8–10	8–10	10–15			
33	28	20	41	34	27	24	27	27	28	21	24	28	16	19	17			
·	3	3	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II^{2-3}	·
·	·	·	·	·	·	+	+	·	+	+	·	2	·	·	+	·	·	III^{+-2}
+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	I^{+}	I^{+}

обозначены покрытие и обилие по шкале Браун-Бланке, точкой — отсутствие вида. Звездочкой отмечент не учитывался, так как моховой покров сильно угнетен, лишайники единичны.

сообществах. Величина годового прироста цветковых 194—227 г/м^2 (Чернов и др., 1983).

Экология. Сообщества ассоциации приурочены к склонам южной экспозиции (угол наклона 40—45°) в долинах рек. Толщина снежного покрова зимой достигает 1 м. Снег сходит во второй половине июня. Глубина сезонного протаивания мерзлоты 80—120 см. Температура на поверхности растительной дернины и в верхних слоях почвы в солнечные дни поднимается до +20 °С и выше. Почвы тундрово-дерновые, супесчаные или суглинистые, хорошо гумусированные. Реакция почвы в наиболее насыщенном корнями слое (0—10 см) близка к нейтральной (pH = 6.5—7.6).

Распространение. Ассоциация распространена на западе п-ова Таймыр от подзоны южных тундр (окр. пос. Кресты) до южной части подзоны арктических тундр (устье р. Убойной). К ней принадлежат фрагменты лугов, встречающиеся в бухте Ефремов камень и в среднем течении р. Ленивой (рис. 1), а также сообщества южных склонов, описанные Н. В. Матвеевой из района Тарейского биогеоценологического стационара (Матвеева и др., 1973).

На основании флористических различий ассоциация подразделена на 3 географически замещающих друг друга викарианта (Баркман, 1990).

Викариант typicum

Диагностическая комбинация видов включает в себя локальный характерный вид *Galium densiflorum* — содоминант некоторых сообществ в устье р. Рогозинки — и ряд таксонов с невысокой константностью, отделяющих данный викариант от 2 других: *Gastrolychnis apetala, Thalictrum alpinum, Delphinium middendorffii, Eutrema edwardsii, Rumex acetosa* subsp. *pseudoxyria, Oxytropis arctica* subsp. *taimyrensis, Chrysosplenium alternifolium.* В подзоне типичных тундр перечисленные выше виды довольно широко встречаются в сообществах долин рек и распадков.

Для сообществ типичны густой и сомкнутый травостой, состоящий преимущественно из видов бобовых и разнотравья с небольшой примесью злаков, и, как правило, мозаичное горизонтальное сложение. Вертикальный профиль 20—30 см выс. Максимальное число цветущих видов приходится на конец июля—начало августа.

Распространение. Подзона типичных тундр, окр. пос. Тарея (Матвеева и др., 1973), среднее течение р. Сырадасай, устье р. Рогозинки (рис. 1).

Викариант campanulosum rotundifoliae

Диагностическая комбинация видов состоит из преферентных характерных малообильных *Campanula rotundifolia, Dianthus repens* и большого числа дифференцирующих видов. По широте экологической амплитуды последние подразделяются на 2 группы. К 1-й группе относятся *Betula nana, Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, Salix lanata, Equisetum arvense* subsp. *boreale*, которые на юге тундровой зоны растут повсеместно — от плоскобугристых болот до южных склонов с луговой растительностью (Матвеева, Заноха, 1986). Следовательно, они способны дифференцировать довольно обширный спектр синтаксонов, тем самым подчеркивая их подзональные различия. В нашем случае эти виды разделяют сообщества викариантов campanulosum rotundifoliae и typicum. Во 2-ю группу входят растения с более узким экологическим диапазоном: *Armeria maritima, Arabis petraea* subsp. *septentrionalis, Salix nummularia, Thymus reverdattoanus, Claytonia joanneana, Arctous alpina* и др. Эти виды обычны в растительном покрове долин рек и распадков, например в травяно-кустарничковых группировках гребней яров и верхних частей скло-



Рис. 2. Внешний вид сообщества ассоциации Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici (подзона типичных тундр, устье р. Рогозинки).

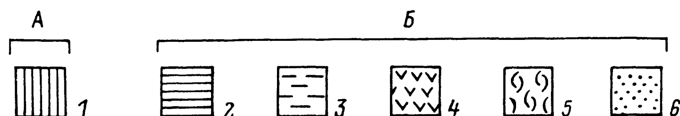


Рис. 3. Горизонтальная структура сообщества ассоциации Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici (подзона типичных тундр, устье р. Рогозинки). Размер площадки 2 × 2 м.

А — злаково-разнотравная микрогруппировка на буторках: *1* — Festuca cryophila + Poa alpigena + Astragalus alpinus subsp. arcticus + A. umbellatus + Polygonum viviparum + Cerastium maximum + Valeriana capitata + Myosotis asiatica; *Б* — разнотравная микрогруппировка в понижениях между бугорками: *2* — Cortusa matthiolii subsp. altaica + Mixherbae; *3* — Myosotis asiatica + + Valeriana capitata + Draba glacialis; *4* — трещины с единичными цветковыми; *5* — куртина *Cortusa matthiolii* subsp. *altaica*; *6* — голый грунт.

нов при перегибе к плоской поверхности, в составе пионерных группировок крутых осыпных склонов коренных берегов рек, на выходах песков. Одновременно они могут служить индикаторами эдафических и ценотических условий, так как предпочитают почвы легкого механического состава с не очень густым травостоем.

Для сообществ характерны повышенное по сравнению с викариантом typicum участие злаков и относительно равномерное сложение травяного яруса. Вертикальный профиль 25—35 см выс. Основная масса растений цветет в конце июля—начале августа, но в отличие от typicum для лугов на юге тундровой зоны обычен еще один красочный аспект, связанный с цветением *Dianthus repens, Campanula rotundifolia, Arnica iljinii, Tanacetum bipinnatum* (Заноха, 1986).

Распространение. Подзона южных тундр, окр. пос. Кресты (рис. 1).

Викариант potentillosum hyparcticae

Диагностические виды ассоциации имеют низкую константность или отсутствуют. От 2 предыдущих викариантов potentillosum hyparcticae дифференцируют *Festuca brachyphylla, Cerastium beeringianum* subsp. *bialynickii, Potentilla hyparctica, Draba glacialis, Pedicularis sudetica* subsp. *interioroides.* В подзоне арктических тундр названные растения встречаются повсюду на участках с разреженным растительным покровом. Появление их на лугах объясняется уменьшением сомкнутости травяного яруса.

По сравнению с 2 другими викариантами растительный покров более разрежен (проективное покрытие цветковыми 70—80%). Состав доминантов обеднен. Заметное обилие имеют *Festuca cryophila, Poa alpigena, Astragalus umbellatus, Polemonium boreale, Myosotis asiatica.* Вертикальное строение травостоя упрощено. Злаки, разнотравье и бобовые составляют 1 ярус 15 см выс. Горизонтальное строение мозаичное за счет небольших куртин или скоплений, образованных массовыми видами. Постоянны, нередко обильны *Salix polaris* или *S. arctica.* Основная масса растений цветет в конце июля—начале августа.

Распространение. Южная часть подзоны арктических тундр (устье р. Убойной), изредка встречается в переходной полосе между подзонами типичных и арктических тундр: бухта Ефремов камень, среднее течение р. Ленивой (рис. 1).

Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici — основная луговая ассоциация на западе тундровой зоны п-ова Таймыр. Ее ареал в широтном направлении охватывает обширное пространство — от подзоны южных тундр до южной части подзоны арктических тундр. По составу доминантов, горизонтальной и вертикальной структуре наиболее разнообразны сообщества ассоциации в центральной части зоны. Здесь встречаются луга, в травяном ярусе которых при общем сходстве видового состава доминируют то одни, то другие виды. Чаще всего распространены следующие комбинации: Astragalus umbellatus + + A. alpinus subsp. arcticus + Valeriana capitata + Ranunculus borealis; A. umbellatus + Hedysarum hedysaroides + Polygonum viviparum + Cerastium maximum + Pachypleurum alpinum; A. umbellatus + Polemonium boreale + Ranunculus borealis + Tanacetum bipinnatum + Poa alpigena; A. alpinus subsp. arcticus + Polemonium boreale + Cerastium maximum + Pachypleurum alpinum. В подзонах южных и арктических тундр, т. е. на южной и северной границах распространения ассоциации, набор доминантов и содоминантов обеднен. Некоторые из растений, игравших заметную роль в сложении травостоев ассоциации в подзоне типичных тундр, в этих подзонах малообильны или вовсе отсутствуют (см. таблицу). В результате луга в подзонах южных и арктических тундр физиономически выглядят более однообразно. На юге тундровой зоны они образованы главным образом *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus, Hedysarum hedysaroides* с примесью *Arnica iljinii, Cerastium maximum* и другого разнотравья, на севере — *Astragalus umbellatus, Polemonium boreale, Myosotis asiatica, Pachypleurum alpinum.*

Таким образом, хорошо сформированные травостои свойственны именно лугам подзоны типичных тундр, несмотря на то что южнее климатическая обстановка в целом благоприятнее. Этот, на наш взгляд, интересный факт объясняется, во-первых, преобладанием среди доминантов и содоминантов растений, оптимум распространения которых связан именно с этой частью тундровой зоны, т. е. гемиарктов (Чернов, 1978), во-вторых, ослаблением в этой подзоне конкуренции со стороны кустарников (Чернов, Матвеева, 1979). В подзоне южных тундр, где позиции кустарников в растительном покрове сильны (Матвеева, Заноха, 1986), кустарниковые сообщества нередко замещают луга на южных склонах в долинах рек.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 716 с. — *Александрова В. Д.* Тундры правобережья реки Попигай // Тр. Аркт. ин-та. 1939. Т. 63. С. 181—206. — *Александрова В. Д.* Растительный покров острова Междушарского (Новая Земля) // Проблемы Арктики. 1946. № 5. С. 50—82. — *Александрова В. Д.* Растительность южного острова Новой Земли между 70°56′ и 72°12′ с. ш. // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. 1956. Вып. 2. С. 188—306. — *Александрова В. Д.* Принципы зонального деления растительности Арктики // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 1. С. 3—21. — *Александрова В. Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 188 с. (Комаровские чтения. Вып. 29). — *Андреев В. Н.* Растительность тундры Северного Канина // Оленьи пастбища Северного края. 1931. Сб. I. С. 5—85. — *Андреев В. Н.* Типы тундр Большой земли // Тр. Бот. музея АН СССР. 1932. Вып. 25. С. 121—268. — *Андреев В. Н.* Растительность и природные районы восточной части Большеземельской тундры // Тр. Полярн. комис. АН СССР. 1935. Вып. 22. С. 5—97. — *Арктическая* флора СССР. М.; Л.: Наука, 1960—1987. Т. I—X. — *Баркман Я.* Концепция ассоциации в фитоценологической школе Браун-Бланке // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 9. С. 1209—1220. — *Баркман Я.* Верность и характерные виды: критическая оценка // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 7. С. 936—949. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* Природные условия и оленьи пастбища острова Колгуева // Тр. Ин-та полярн. земледелия. Сер. Оленеводство. 1938. Вып. 2. С. 7—162. — *Заноха Л. Л.* Сезонная динамика растительных сообществ в подзоне южных тундр Таймыра // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. С. 135—150. — *Заноха Л. Л.* Луговые сообщества тундровой зоны (на примере Таймыра): Автореф. ... канд. биол. наук. Л., 1989. 18 с. — *Корчагин А. А.* Об основных понятиях тундроведения // Сов. ботаника. 1933. № 2. С. 67—74. — *Матвеева Н. В.* Растительность окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978. С. 72—113. — *Матвеева Н. В.* Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. С. 78—109. — *Матвеева Н. В.* Принципы классификации растительности тундровой зоны (на примере Таймыра) // Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука, 1985. С. 56—78. — *Матвеева Н. В., Заноха Л. Л.* Растительность южных тундр на западном Таймыре // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. С. 5—67. — *Матвеева Н. В., Полозова Т. Г., Благодатских Л. С., Дорогостайская Е. В.* Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1973. Вып. 2. С. 7—49. — *Романова Е. Н.* Микроклимат тундр в районе Таймырского стационара // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1971. С. 35—44. — *Сочава В. Б.* По тундрам бассейна Пенжинской губы // Изв. Гос. геогр. о-ва. 1932. Т. 64. Вып. 4-5. С. 1—24. — *Сочава В. Б.* Естественные кормовые угодья тундровой зоны Якутии // Сев. оленеводство. 1933. Вып. 2. С. 47—118. — *Тихомиров Б. А.* К происхождению лугового типа растительности в арктической Евразии // Сб. науч. работ 1941—1943. Л., 1946. С. 157—182. — *Чернов Ю. И.* Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 1978. 166 с. — *Чернов Ю. И.* Жизнь тундры. М.: Мысль, 1980. 236 с. — *Чернов Ю. И., Матвеева Н. В.* Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. С. 166—200. — *Чернов Ю. И., Матвеева Н. В., Заноха Л. Л.* Опыт изучения прироста цветковых растений в сообществах Таймыра // ДАН СССР. 1983. Т. 272. С. 999—1002. — *Barkman J. J., Moravec J., Rauschert S.* Code of phytosociological nomenclature // Vegetatio. 1986. Vol. 67. N 3. P. 145—158. — *Becking R.* The Zürich-Montpellier school of phytosociology // Bot. Rev. 1957. Vol. 23. N 7. P. 411—488. — *Westhoff V., van der Maarel E.* The Braun-Blanquet approach // Handbook of vegetation science. V. Ordination and classification of communities. The Hague. 1973. P. 617—726.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 I 1992

УДК 581.524.31 : 581.526.533 (571.121)

О. В. Ребристая, О. В. Хитун, И. В. Чернядьева

ТЕХНОГЕННЫЕ НАРУШЕНИЯ И ЕСТЕСТВЕННОЕ ВОССТАНОВЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ПОДЗОНЕ СЕВЕРНЫХ ГИПОАРКТИЧЕСКИХ ТУНДР ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ

O. V. REBRISTAYA, O. V. KHITUN, I. V. CHERNYADJEVA. TECHNOGENOUS DISTURBANCES AND NATURAL RE-ESTABLISHMENT OF VEGETATION IN THE SUBZONE OF THE NORTHERN HYPOARCTIC TUNDRAS OF THE YAMAL PENINSULA

Приведены фактические данные о зарастании небольших механически нарушенных участков в экотопах, широко распространенных в районе, — от сырых болот до сухих песчаных взлобков увалов. Наиболее чутко на нарушения реагирует моховой покров. На начальной стадии зарастание в колеях идет в основном за счет видов исходного сообщества, а в карьерах — преимущественно за счет пионерных видов. Фактором, лимитирующим зарастание, является недостаток влаги.

В августе 1991 г. в центральной части п-ова Ямал, в междуречье рек Сеяха и Мордыяха (70°17′ с. ш., 68°57′ в. д.), в подзоне северных гипоарктических тундр нами проводились наблюдения за естественным восстановлением растительности после техногенных механических нарушений (проезд гусеничного транспорта, изъятие грунта в карьерах и т. п.). Было сделано более 100 подробных геоботанических описаний естественных сообществ (фона, на который накладывались нарушения) и участков разной степени нарушенности (колеи однократного и многократного проезда, отвалы грунта, участки, где был снят верхний слой грунта, песчаные карьеры). Отмечались все детали зарастания: единичные экземпляры растений, величина проективного покрытия, роль мохообразных, фенофаза. Для анализа выбраны серии геоботанических описаний (10 серий — около 40 описаний) в наиболее типичных участках различных экотопов (на болоте, в долине ручья, на склоне и взлобке супесчаного увала, на вершине водораздела) и сопряженных с ними нарушенных участках. Данные описаний сведены в таблицы.

В тексте и таблицах даны характеристики сначала естественного фона (ЕФ), а затем — нарушенных участков. Названия видов приведены без указания авторов в соответствии с опубликованными ранее списками (Koponen et al., 1977; Grolle, 1983; Ребристая и др., 1989).

Использование вездеходов в летний период на Ямале запрещено с 1989 г., поэтому бóльшую часть нарушений растительного покрова на вездеходных дорогах мы датируем 1988 г. Точно известно время четырехкратного проезда вездехода близ лагеря — 1989 г. Известно также начало восстановительных процессов в заболоченной котловине оз. Нгаранато — 1984 г., в карьерах — 1987 г.

Серия описаний сделана на террасе оз. Нгаранато. ЕФ (табл. 1, оп. 218.5) представляет собой разнотравно-осоково-пушицево-моховое мелкокочковатое низинное болото с высоким стоянием воды, не пересыхающее в течение лета. Общее проективное покрытие (ПП) растительности 90%, вода и незаросшие участки — 10%. Растительность образует 2 яруса: в верхнем, разнотравно-осоково-пушицевом, 20—30 см выс., ПП 40%, доминируют *Eriophorum russeolum, Carex concolor, Polygonum viviparum*, в обилии *Salix reptans*; нижний ярус — моховой, менее 5 см выс., ПП 60%, сложен в основном *Meesia triquetra, Cinclidium subrotundum, Polytrichum jensenii* с отдельными кочками *Sphagnum squarrosum*.

В более обводненном участке озерной котловины (табл. 1, оп. 218.3а) ЕФ — обедненный (по сравнению с оп. 218.5) вариант осоково-пушицево-мохового болота. Общее ПП растительности 70%, участки с открытой водой — 20, незадернованные участки — 10%. В растительном покрове 2 яруса: верхний — осоково-пушицевый, 20—30 см. выс., ПП 30—40%, в нем доминирует *Eriophorum*

ТАБЛИЦА 1

Сравнение растительных сообществ осоково-пушицевых болот и их производных на нарушенных участках

Номер описания	218.5		218.3а		218.3б		218.1	
Степень нарушения	ЕФ		ЕФ		КМП		ТО	
Общее ПП, %	90		70		50		40	
Названия видов по группам	показатель							
	ПП	Ф	ПП	Ф	ПП	Ф	ПП	Ф
Кустарники	10		+		—		+	
Salix pulchra	+	v, fr	+	v	—		+	v
S. reptans	10	v, fr	+	v	—		+	v
Betula nana	—		—		—		un	v
Злаки	3		10		—		10	
Hierochloë pauciflora	+	fl	—		—		—	
Calamagrostis neglecta	2	v, fl	8	v, fl	—		5	v, fl
C. langsdorffii	—		—		—		un	fl
Poa alpigena	—		—		—		5	fl
P. arctica	+	fl	—		—		—	
Festuca cryophila	—		—		—		+	fl
Осоковые	35		30		40		+	
Eriophorum polystachyon	—		5	fr	10	fr	—	
E. russeolum	20	fr	20	fr	25	fr	+	fr
Carex chordorrhiza	un	v, fl	—		—		—	
C. concolor	15	v, fl	5	v, fl	5	fl	+	v, fl
C. rariflora	+	fl	—		—		—	
Luzula wahlenbergii	+	v, fl	un	v, fl	un	fl	+	fl
Разнотравье	25		+		+		25	
Polygonum viviparum	10	v, fl	2	v, fl	—		5	v, fl
Stellaria peduncularis	+		—		—		+	v
S. crassifolia	—		—		—		un	v
Cerastium jenisejense	+	v	—		—		5	v
Cardamine pratensis	+	v, fl	—		—		+	fr
Saxifraga cernua	+	v, fl	+	v, fl	—		15	v,fl
S. foliolosa	+	v, fl	—		—		+	v, fl
Chrysosplenium tetrandrum	—		—		—		+	v, fl
Comarum palustre	8	v, fl	+	v, fl	3	fl	1	v, fl
Polemonium acutiflorum	+	v, fl	—		—		1	v, fl
Pedicularis sudetica	+	bl	—		—		un	fl
Valeriana capitata	—		—		—		un	fl
Tripleurospermum hookeri	—		—		—		un	fl
Мохообразные	60		20		10		5	
Sphagnum squarrosum	3	**	+	*	—		—	
Psilopilum laevigatum	—		—		1	*	+	*
Polytrichum hyperboreum	+	**	+	**	+	*	+	*
P. jensenii	15	**	5	**	1	**	+	*
Ceratodon purpureus	—		—		—		3	**, s
Anisothecium vaginale	—		—		—		3	**, s
Leptobryum pyriforme	—		—		—		+	**, s
Bryum sp.	—		7	**, s	5	**	+	**, s
Cinclidium subrotundum	20	**	5	**	3	*	+	*
Pseudobryum cinclidioides	—		—		+	*	+	*
Meesia triquetra	20	**	—		—		—	
Drepanocladus exannulatus	1	*	—		—		—	
D. revolvens	1	*	—		—		—	
Calliergon sarmentosum	1	*	—		—		—	
Marchantia polymorpha	—		—		—		+	*
Aneura pinguis	—		—		+	*	—	
Chiloscyphus fragilis	—		—		—		+	*

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Номер описания	218.5		218.3а		218.3б		218.1	
Степень нарушения	ЕФ		ЕФ		КМП		ТО	
Общее ПП, %	90		70		50		40	
Названия видов по группам	показатель							
	ПП	Ф	ПП	Ф	ПП	Ф	ПП	Ф
Barbilophozia quadriloba f. *glareosa*	—		—		+	*	—	—
Lophozia excisa	—		—		+	*	+	*
Scapania obcordata	—		—		—		+	*
Cephaloziella byssacea var. *polystratosa*	—		—		—		+	*
C. hampeana	—		—		+	*	—	

Примечание. В табл. 1—3 приняты следующие обозначения: ПП — проективное покрытие, % («+» — ПП меньше 1%, un — вид представлен 1—3 особями, «—» — отсутствие вида в описании); Ф — фенофаза: g (germinates) — проростки, v (vegetative) — особи только в вегетативном состоянии, b (buds) — бутонизирующие, fl (flowering) — цветущие, bl (blossoming) — отцветающие, fr (fruiting) — плодоносящие; для мохообразных: s (spores) — наличие спороносящих экземпляров, «**» — хорошо развиты особи, «*» — особи средней жизненности, d (degradation) — деградирующие, слабо развитые особи; ЕФ — естественный фон, КМП — колея многократного проезда вездехода, КОП — колея от однократного проезда, ТО — торфяной отвал.

russeolum; нижний — моховой, развитый слабо, имеющий мощность 1—3 см и ПП 20%, сложенный в основном *Polytrichum jensenii, Cinclidium subrotundum*.

Проходящая через вышеописанное сообщество колея многократного проезда (КМП) активно зарастает (табл. 1, оп. 218.3б). Восстановилось болотное сообщество, близкое к изначальному, но несколько обедненное в результате выпадения ив, злаков и сфагновых мхов. Несколько возросло ПП *Eriophorum polystachion* при сохраняющемся преобладании *E. russeolum*. Моховой покров развит слабо, много особей в угнетенном состоянии, но видовой состав сохраняется с добавлением пионерного вида *Psilopilum laevigatum* и выпадением сфагнума. Общее ПП в колее 50%; отмечено 5 видов цветковых и 6 видов мхов.

На участке, где бульдозером был снят верхний слой торфа, восстановилось осоково-пушицевое болото, обедненное по сравнению с исходным (табл. 1, оп. 218.3а). Видовой состав цветковых такой же, как и в колее (оп. 218.3б), однако полностью отсутствует моховой покров. Резко возросло обилие *Carex concolor*, но по-прежнему преобладает *Eriophorum russeolum*. Общее ПП 60%, в том числе ветошь — 10%.

Отвал снятого грунта — торфяной бугор (табл. 1, оп. 218.1), активно зарастающий цветковыми, в первую очередь злаками и *Saxifraga cernua*. Отмечено 23 вида сосудистых растений и 16 видов мохообразных. В нижней части бугра и в небольшом углублении на его верхушке обильно разрослись *Poa alpigena, Polygonum viviparum, Saxifraga cernua*. Все они отличаются хорошей жизненностью, активно возобновляются, более высокорослые (30—40 см) по сравнению с особями из ненарушенных участков болота. Разнотравно-злаковый ярус составляет 35% ПП. Моховой покров только начинает формироваться за счет печеночных мхов,[1] тогда как мхи первичного сообщества (*Cinclidium subrotundum, Pseudobryum cinclidioides*) отмирают.

На минеральном бугорке — отвале оглеенного суглинка — зарастание вообще не началось, видимо, из-за бедности субстрата. Появились 2 проростка *Saxifraga*

[1] Выражаем глубокую благодарность А. Д. Потемкину за определение печеночных мхов из наших сборов.

cernua, 1 особь *Cerastium jenisejense* и 1 особь *Marchantia polymorfa*, а также небольшие скопления почвенных водорослей в виде тонкой пленочки.

Процесс восстановления растительного покрова в болоте в целом идет довольно активно, но иногда чрезмерная обводненность препятствует зарастанию. Так, в осоковом болоте в озерной котловине близ лагеря общее ПП 70%, *Carex concolor* — 60%, *Caltha arctica* — 10%, *Calliergon cordifolium* — 5%, участки открытой воды — 30%, колея четырехкратного проезда 1989 г. углублена в почву на 40 см и заполнена водой. Зарастания нет, единичные экземпляры осоки отмечены только на выдавленной обочине.

Восстановление растительности на более дренированных участках происходит несколько иным путем. ЕФ представляет собой разнотравно-злаково-осоковое моховое олуговевающее болото на суглинках (табл. 2, оп. 219.2а). Общее ПП составляет 95%, распределение растений равномерное, в сообществе отмечено 16 видов сосудистых и 7 мохообразных растений. В верхнем ярусе, 15—20 см выс., ПП 40%, доминируют *Carex concolor, Poa alpigena, Calamagrostis neglecta*; нижний ярус — разнотравно-ивковый, 5—10 см. выс., ПП 15—20%, в нем преобладают *Salix lanata, Polygonum viviparum, Polemonium acutiflorum*. Моховой покров развит достаточно хорошо, 2—5 см толщ., ПП 80%, сложен в основном *Polytrichum jensenii, Drepanocladus uncinatus*.

После однократного проезда вездехода характер растительности и ярусность сохранились (табл. 2, оп. 219.2б), но немного уменьшилось общее ПП за счет нарушения мохового покрова (ПП сократилось до 40%, появились участки отмирающей моховой дернины) и уменьшения обилия *Carex concolor*. Соотношение осоки—злаки по ПП изменилось в пользу злаков. Видовой же состав остался практически прежним — 13 видов сосудистых растений и 6 видов мхов.

Участок КМП (табл. 2, оп. 219.1) в результате просадки и утрамбовывания почвы стал более низким и сырым. Почва нарушенная тундрово-глеевая суглинистая, с перемятым уплотненным верхним горизонтом. Растительность была полностью уничтожена. За прошедшие 3 года начала формироваться пионерная группировка (ПП 5%), состоящая из единичных экземпляров сосудистых растений (20 видов), в том числе из видов-пионеров, отсутствовавших в ненарушенном сообществе: *Tripleurospermum hookeri, Phippsia concinna, Equisetum arvense, Ranunculus hyperboreus, Artemisia tilesii, Senecio congestus*. Моховой покров, полностью уничтоженный, начинает формироваться за счет пионерных мхов *Leptobryum pyriforme, Pohlia atropurpurea, Bryum* sp. На многих участках колеи появляется пленочка водорослей.

От гусеничного транспорта очень сильно страдают кустарники. Чем выше заросли, тем пагубнее воздействие вездеходов. Даже однократного проезда бывает достаточно, чтобы вызвать необратимые изменения. Серия описаний сделана в разнотравно-моховом ивняке на довольно крутом (15°), слегка бугорковатом супесчаном склоне (табл. 3). В ненарушенном сообществе (табл. 3, оп. 231.3) ПП достигает 90%; отмечено 18 видов сосудистых растений и 14 видов мхов. ПП ивнякового яруса достигает 50% (при высоте 40—80 см), а разреженного разнотравного яруса — 10% (при высоте 15—20 см). Моховой покров хорошо развит, до 3 см толщ., ПП до 80%, преобладают *Drepanocladus uncinatus, Pleurozium schreberi*. Почва тундровая среднеторфянистая глеевая супесчаная.

В колее однократного проезда вездехода (КОП) (табл. 3, оп. 231.2), углубленной на 2—3 см, кустарниковый ярус практически уничтожен. В нижнем ярусе сильно поврежден моховой покров, его ПП сократилось до 20%, исчез *Polytrichum commune*. Вместе с тем резко увеличилось обилие хвоща и полярной ивки, так что общее ПП нижнего яруса составило 50%. Разнотравный ярус почти не изменился.

В КМП растительный покров уничтожен. Колея углублена на 10 см, верхний горизонт почвы уплотнен и перемешан с нижележащим. В колее прорастают единичные экземпляры *Carex concolor, Polygonum viviparum, Bryum* sp. Общее

ТАБЛИЦА 2

Сравнение растительных сообществ олуговевающего болота и его производных на нарушенных участках

Номер описания	219.2а		219.2б		219.1	
Степень нарушения	ЕФ		КОП		КМП	
Общее ПП, %	95		80		5	
Покрытие ветошью, %	30		20		—	
Названия видов по группам	показатель					
	ПП	Ф	ПП	Ф	ПП	Ф
Кустарники	3		+		+	
Salix lanata	3	v	+	v	un	v
Betula nana	un	v	—		—	
Злаки	15		10		+	
Calamagrostis neglecta	3	fl	5	fl	—	
Poa alpigena	5	fl	3	fl	un	g, fl
Dupontia pelligera	2	fl	—		—	
Arctophila fulva	—		—		un	v
Phippsia concinna	—		—		+	g, fl
P. algida	—		—		un	g, fl
Festuca ovina	+	fl	+	fl	—	
F. cryophyla	2	fl	3	fl	—	
Осоковые	20		5		+	
Eriophorum polystachyon	—		—		un	v
Carex concolor	20	fr	5	fr	un	v
Juncus biglumis	un	fr	un	fr	—	
Разнотравье	10		8		+	
Equisetum arvense	—		—		+	v
Veratrum lobelianum	—		un	v	—	
Polygonum viviparum	10	fl	5	fl	+	v
Cerastium jenisejense	+	v	—		un	v
Caltha arctica	+	fl	un	fl	un	v
Ranunculus borealis	+	fl	un	fl	—	
R. gmelinii	—		—		un	fl
R. hyperboreus	—		—		un	fl
Parnassia palustris	+	b	un	b	—	
Saxifraga cernua	—		—		un	b
Comarum palustre	un	v	—		un	v
Polemonium acutiflorum	5	fl	3	fl	+	v
Tanacetum bipinnatum	—		—		un	b
Tripleurospermum hookeri	—		—		un	fl
Artemisia tilesii	—		—		un	v
Senecio congestus	—		—		un	v
Мохообразные	80		40		5	
Polytrichum jensenii	40	**	20	*	—	
Leptobryum pyriforme	—		—		+	**, s
Pohlia atropurpurea	—		—		1	**, s
Bryum sp.	10	**	5	*	4	**, s
Plagiomnium medium subsp. *curvatulum*	+	*	+	*	—	
Drepanocladus uncinatus	30	*	15	d	—	
Calliergon cordifolium	+	*	+	d	+	g
Hypnum lindbergii	+	**	+	*	un	g

ПП в колее менее 5%. Скорость зарастания субстрата в таких сообществах очень низкая, причем кустарники практически не восстанавливаются. Более благоприятны условия восстановления в сырых заболоченных ивняках, где в КМП через 6 лет отмечены поросль ив, разрастание хвоща, восстановление мхов тундрового комплекса (*Aulacomnium palustre, Drepanocladus uncinatus, Brachythecium mildeanum*), а также появление *Pohlia* sp., *Bryum* sp. ПП мхов достигло 30%.

Собственно тундровые ценозы выдерживают однократный проезд гусеничного транспорта при минимальных изменениях в растительности. Были сделаны серии описаний в различных вариантах кустарничковых (ивково-ерниковых и ерниковых) осоково-моховых тундр на пологих супесчаных склонах и плоских вершинах увалов. Для этих тундр характерны 3-ярусное сложение, хорошо выраженный моховой покров, общее ПП 98—100% (табл. 3, оп. 228.3, 221.2, 222.2 и др.). Одноразовый проезд вездехода вызвал в них небольшие изменения: на вершине водораздельного увала в ивково-злаково-пушицево-осоково-моховой тундре (ЕФ — оп. 228.3) в КОП (табл. 3, оп. 228.2) увеличилось обилие *Calamagrostis holmii*, выпала *Eriophorum vaginatum*. Структура сообщества сохранилась, ПП составило 90—95%, единичные механические нарушения покрова на площади — менее 10%. На пологом склоне КОП практически не отличается от ненарушенной тундры. Видовой состав, обилие и соотношение видов, ярусное строение полностью сохраняются, лишь поломаны отдельные ветки кустарников по следу вездехода.

При многократном проезде вездехода растительный покров в колее практически полностью уничтожается. В колее на месте ивково-ерниково-осоковой тундры деградируют остатки моховой дернины тундрового комплекса. На обнаженной минеральной поверхности появились отдельные экземпляры *Carex arctisibirica, Calamagrostis holmii, Salix glauca*, прорастает *Bryum* sp. На обочине колеи — те же виды, что и в ненарушенной тундре, но в угнетенном состоянии. Зарастание в колее идет неравномерно, местами сохраняется оголенный грунт, общее ПП в среднем по колее 5—10%.

Зарастание злаками, преимущественно *Calamagrostis holmii*, происходит в КМП (табл. 3, оп. 228.1) на вершине водораздела на месте ивково-злаково-пушицево-осоково-моховой тундры. ПП злаков местами достигало 30, но в среднем — около 10%. Появились единичные проростки пионерных мхов *Psilopilum laevigatum, Bryum* sp., а также *Pohlia nutans*.

На пологих склонах (ЕФ — оп. 222.2) сухие участки КМП практически не зарастают, лишь в понижениях начинается прорастание побегов *Equisetum arvense, Carex arctisibirica, Alopecurus alpinus*, появляются первичная протонема мхов и единичные экземпляры *Bryum* sp., *Anisothecium vaginale, Leptobryum pyriforme, Aulacomnium turgidum, Pohlia* sp.

На более крутых склонах (табл. 3, ЕФ — оп. 221.2, КМП — оп. 221.2) в незначительно углубленной колее (до 5 см) зарастания практически нет из-за сухости субстрата. Появляются небольшие пятна эоловых нарушений. По краю колеи сохранились единичные (1—3) экземпляры 7 видов цветковых, оставшиеся от прежнего сообщества, и небольшие участки деградирующей дернины мхов тундрового комплекса. На оголенном песке появляются проростки *Bryum* sp.

Наиболее устойчивой, менее подверженной нарушениям оказалась кустарничковая тундра краевых дренированных участков близ перегибов склонов на песках. ЕФ представляет собой пятнистую бугорковато-трещиноватую кустарничково-осоково-моховую тундру (табл. 3, оп. 220.2). 75% ее площади занимают низкие (4—7 см выс.) плосковершинные бугорки, из них 65% приходится на небольшие (20 × 30, 50 × 30 см) округлые пятна. Некоторые пятна (35%) покрыты лишайниково-печеночниковой корочкой, 30% — пятна голого грунта. Узкие неглубокие трещины занимают 25% поверхности, в них в основном и сосредоточены 16 видов сосудистых и 11 мохообразных, отмеченных в сообществе. Общее ПП, включая заросшие пятна, 70%. Участок сильно обду-

ТАБЛИЦА 3

Состав растительных сообществ тундровых ценозов

Номер описания	231.3		231.2		228.3		228.2	
Степень нарушения	ЕФ		КОП		ЕФ		КОП	
Общее ПП, %	90		60		95		90	
Названия видов по группам	показатель							
	ПП	Ф	ПП	Ф	ПП	Ф	ПП	Ф
Кустарники	50		20		8		2	
Salix glauca	10	fr	+	v	8	v, fr	2	v
S. lanata	40	fr	20	v, fr	un	v	un	v
Betula nana	+	v	un	v	un	v	un	v
Кустарнички	+		8		2		—	
Salix nummularia	—		—		—		—	
S. polaris	+	fr	8	fr	—		—	
Dryas octopetala	—		—		—		—	
Ledum decumbens	—		—		—		—	
Vaccinium vitis-idaea	—		—		2	v	un	v
V. uliginosum	—		+	v	—		—	
Злаки	+		+		30		40	
Hierochloë alpina	—		—		—		—	
Alopecurus alpinus	—		—		—		—	
Arctagrostis latifolia	—		—		5	fl	3	fl
Calamagrostis holmii	—		—		20	fl	30	fl
C. neglecta	+	fl	+	fl	+	fl	+	fl
Trisetum spicatum	—		—		—		—	
Poa alpigena	—		—		3	fl	5	fl
P. arctica	—		—		1	fl	+	fl
Festuca ovina	—		un	fl	—		—	
Осоковые	+		+		50		30	
Eriophorum polystachyon	—		—		30	fr	15	fr
E. vaginatum	—		—		un	fl	—	
Carex arctisibirica	—		—		20	fr	15	fr
C. concolor	+	fl	+	fl	—		—	
C. rariflora	—		—		+	fl	un	fl
C. tripartita	+	fr	—		—		—	
Luzula confusa	—		—		—		—	
L. nivalis	—		—		—		—	
L. wahlenbergii	—		—		un	fr	un	fr
Разнотравье	10		40		5		4	
Equisetum arvense	5	v	35	v	—		—	
Polygonum viviparum	1	fl	2	fl	5	fl	4	fl
Stellaria peduncularis	+	fl	un	v	—		—	
Ranunculus borealis	+	bl	+	v	—		—	
R. nivalis	+	fr	—		—		—	
Cardamine pratensis	—		+	v	—		—	
Polemonium acutiflorum	1	fl	+	v	—		—	
Myosotis asiatica	+	bl	un	bl	—		—	
Pedicularis hirsuta	—		—		—		—	
P. lapponica	—		—		—		—	
P.oederi	—		—		—		—	
P. sudetica subsp. *interioroides*	+	bl	+	bl	—		—	
Valeriana capitata	+	bl	+	fl	—		—	
Tanacetum bipinnatum	un	v	—		—		—	
Petasites frigidus	+	v	un	v	—		—	
Senecio atropurpureus	—		—		+	bl	+	bl
Мохообразные	80		20		60		55	
Psilopilum laevigatum	—		—		—		—	

и их нарушенных производных

228.1		221.2		221.1		222.2		220.2		220.1	
КМП		ЕФ		КМП		ЕФ		ЕФ		КМП	
3		100		+		100		70		35	
ПП	Ф	ПП	Ф	ПП	Ф	ПП	Ф	ПП	Ф	ПП	Ф
—		15		+		25		—		—	
—		+	v	—		5	fr	—		—	
—		—		—		—		—		—	
—		15	v	un	v	20	fr	5	fr	—	
—		+		+		12		20		10	
—		+	fr	un	v	3	fr	12	fr	8	v, fr
—		—		—		+	fr	—		—	
—		—		—		un	fr	+	fr	+	fr
—		—		—		—		+	v	—	
—		+	bl	un	v	7	v, fl	2	v, fl	+	v, fl
—		+	v	un	v	2	bl	1	v	+	v
3		10		+		5		3		+	
—		—		—		—		3	fl	—	
—		+	fl	+	v	+	fl	—		—	
—		—		—		+	fl	—		—	
3	fl	—		—		—		—		—	
+	fl	10	fl	un	fl	5	fl	—		—	
—		—		—		—		+	fl	—	
—		+	fl	—		—		+	fl	+	v, fl
—		un	fl	—		—		un	fl	un	fl
—		—		—		+	fl	+	fl	—	
+		5		—		34		10		5	
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		—		—		—	
+	v	5	fl	un	v	30	bl	10	fl	5	fl
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		—		—		—	
—		+	fl	—		4	fl, fr	+	fr	+	fr
—		—		—		+	fr	—		—	
—		—		—		—		—		—	
—		+		—		+		2		7	
—		—		—		un	v	+	v	6	v
+		+	v, fl	—		+	v	1	v	—	
—		+	fl	—		—		—		—	
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		+	fr	—		—	
—		—		—		+	fr	—		—	
—		—		—		—		un	bl	un	bl
—		—		—		—		—		—	
—		+	v, fl	—		—		+	fl	+	v
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		—		—		—	
+		70		+		60		30		3	
+	g	—		—		—		—		—	

Номер описания	231.3		231.2		228.3		228.2	
Степень нарушения	ЕФ		КОП		ЕФ		КОП	
Общее ПП, %	90		60		95		90	
Названия видов по группам								показатель
	ПП	Ф	ПП	Ф	ПП	Ф	ПП	Ф
Polytrichum alpinum	—		—		—		—	
P. commune	+	**	—		—		—	
P. juniperinum	—		—		—		—	
P. piliferum	—		—		—		—	
P. strictum	—		—		15	**	10	**
Ceratodon purpureus	—		—		—		—	
Oncophorus wahlenbergii	—		—		—		—	
Dicranum angustum	—		—		30	**	30	**
D. brevifolium	—		—		—		—	
D. elongatum	—		—		5	**	5	**
Racomitrium lanuginosum	—		—		—		—	
Pohlia cruda	—		—		—		—	
Pohlia nutans	—		—		—		—	
Pohlia sp.	—		—		—		—	
Bryum sp.	+	**	+	*	+	*	+	g
Plagiomnium medium subsp. *curvatulum*	—		—		—		—	
Aulacomnium palustre	—		—		1	**	+	**
A. turgidum	5	**	1	*	3	**	3	**
Drepanocladus uncinatus	35	**	10	**	3	**	3	**
Tomenthypnum nitens	—		—		—		—	
Brachythecium mildeanum	+	**	+	*	—		—	
Hypnum cupressiforme	—		—		—		—	
Pleurozium schreberi	40	**	10	**	1	**	1	*
Rhytidium rugosum	—		—		—		—	
Hylocomium splendens	—		—		3	**	3	*
Ptilidium ciliare	+	**	+	*	—		—	
Blepharostoma trichophyllum var. *brevirete*	+	*	+	*	—		—	
Barbilophozia lycopodioides	+	*	+	*	—		—	
Lophosia exisa	+	*	+	*	—		—	
Scapania sp.	+	*	+	*	—		—	
Tritomaria quinquedentata	+	*	+	*	—		—	
Gymnomitrion concinnatum	—		—		—		—	

вается ветром, снеговой покров здесь очень тонкий, растительность распластана по поверхности, ярусность практически не выражена. Мохово-лишайниковый покров 1—3 см выс., имеет ПП 65%, в том числе накипные лишайники и печеночники — 35%, листостебельные мхи — менее 30%. Листостебельные мхи в основном приурочены к трещинам, но некоторые виды (*Polytrichum piliferum, Ceratodon purpureus, Racomitrium lanuginosum, Bryum* sp.) встречаются по краю пятен. Кустистые лишайники сильно выбиты оленями, их ПП менее 5%, преобладают *Cetraria cucullata, Schaerophorus globosus, Cornicularia divergens, Bryoria nitidula.*

КОП не отличается по растительности от ненарушенного участка. КМП (табл. 3, оп. 220.1) не углублена, в ней сохраняется нанорельеф — бугорки с пятнами голого грунта и трещины. Однако растительность имеет все признаки деградации: отмирает березка, уменьшается обилие других кустарничков. Почти полностью уничтожены накипные лишайники и печеночники на пятнах, ПП мхов снизилось до 3%, а общее ПП сократилось до 40%. В колее отмечено

228.1		221.2		221.1		222.2		220.2		220.1	
КМП		ЕФ		КМП		ЕФ		ЕФ		КМП	
3		100		+		100		70		35	
ПП	Ф	ПП	Ф	ПП	Ф	ПП	Ф	ПП	Ф	ПП	Ф
—		—		—		—		13	**, s	+	**
—		—		—		—		—		—	
—		15	**, s	+	d	3	*	+	*	+	*
—		—		—		—		1	**	—	
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		—		+	**, s	—	
—		—		—		+	*	—		—	
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		3	*	—		—	
—		15	**	+	d	—		+	**	+	d
—		—		—		un	*	3	**	—	
—		—		—		—		+	*	—	
—		+	*	—		—		+	*	—	
+	g	—		—		—		—		—	
+	g	—	—	+	g	—		+	**	+	**
—		—		—		+	*	—		—	
—		—		—		—		—		—	
—		30	**	+	d	20	**	13	**	+	**
—		—		—		+	**	—		—	
—		—		—		15	**	—		—	
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		+	*	—		—	
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		—		—		+	*
—		10	**	+	d	20	**	+	*	+	*
—		—		—		—		+		—	
—		—		—		—		—		—	—
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		—		—		—	
—		—		—		—		+	**	+	*

11 видов сосудистых растений и 6 видов мхов, причем несколько увеличилось обилие *Equisetum arvense*.

При более интенсивном механическом воздействии на таких участках возможно полное уничтожение растительности. Восстановление происходит чрезвычайно медленно: появляются единичные проростки *Equisetum arvense, Salix nummularia, Psilopilum laevigatum*, которые не могут активно противостоять развивающимся процессам дефляции.

В результате анализа собранного нами материала удалось выявить реакцию различных растительных группировок на воздействие гусеничного транспорта, их устойчивость, а также их естественную способность к восстановлению при частичном или полном уничтожении растительности.

Нарушенные участки растительности составили экологический ряд от обводненных болотных группировок до сухих кустарничково-лишайниковых тундр на песчаных увалах.

В тундровых сообществах одноразовый проезд вездехода не приводил к резкому нарушению растительности: происходило уплотнение грунта, незначительные изменения видового состава цветковых и их обилия. Наиболее чутко реагировал на воздействия моховой покров: начинали деградировать отдельные участки моховой дернины. В целом же сохранились структура и покрытие естественных сообществ.

Наименее устойчивой оказалась кустарниковая растительность склонов с развитым бугорковым нанорельефом и явлениями солифлюкции — разнотравно-моховые ивняки. Под гусеницами гибнут в первую очередь кустарники и кустарнички, а также мхи, причем чем мощнее и рыхлее дернины мхов, тем легче они повреждаются гусеницами. Более сухие ерничково-осоково-моховые и ерничково-кустарничково-злаково-моховые тундры на склонах увалов практически не изменились под влиянием однократного проезда: зафиксированы поломанные ветки березки и выдернутые траками отдельные дернинки мхов. На песчаных взлобках увалов в пятнистой злаково-ивково-лишайниковой тундре КОП трудно заметить, хотя и отмечаются небольшие механические повреждения кустарничков и мхов.

В болотах одноразовый проезд гусеничной техники вызывает более существенные изменения: обеднение состава, отмирание части растений, причем опять сильнее всего страдает моховой покров, местами его ПП сократилось вдвое и более. В то же время разрастаются основные доминанты исходного сообщества — длиннокорневищные пушицы, осока (*Eriophorum polystachyon, E. russeolum, Carex concolor*).

Таким образом, чем суше и выровненнее поверхность, чем проще структура сообщества (отсутствие верхнего яруса кустарников), тем устойчивее растительность к однократному воздействию гусеничной техники.

Все растительные сообщества не выдерживают многократного проезда. Растительность по колеям вездеходов уничтожается полностью. Колеи углублены на 10—40 см, почва сильно уплотнена. Местами начинаются процессы термоэрозии и дефляции, а глубокие колеи в болотах залиты водой.

Восстановление растительности по колеям происходит с разной скоростью в зависимости от влажности субстрата, обогащенности его органикой и от возможности заноса зачатков. В болотных сообществах скорость восстановления наибольшая: при оптимальном увлажнении покров, близкий к исходному, восстанавливается в течение 5—8 лет. В тундровых сообществах восстановление полностью нарушенного растительного покрова идет крайне медленно, исходные сообщества не восстанавливаются. По заброшенным вездеходным дорогам формируются разреженные разнотравно-злаково-моховые группировки, отличающиеся от ЕФ полным отсутствием кустарников. Медленнее всего идет восстановление растительности на сухих песчаных взлобках. Важно отметить, что, несмотря на кажущуюся сырость субстрата, фактором, лимитирующим восстановление растительности после нарушения, является недостаток влажности.

Чутко реагирующий на повреждения моховой покров восстанавливается крайне медленно, однако практически всюду в колеях отмечаются единичные проростки мхов или небольшие их скопления. Из 53 видов мохообразных, отмеченных в описаниях, на участках с сильно нарушенным растительным покровом (КМП, отвал, карьер) отмечено 27 видов; 6 видов мхов, приуроченных преимущественно к обнаженным почвам, можно считать пионерными: *Psilopilum laevigatum, Ceratodon purpureus, Leptobryum pyriforme, Pohlia atropurpurea, Anisothecium vaginale, Funaria hygrometrica*. Остальные мхи широко распространены в естественных сообществах. Следует отметить, что при слабом нарушении растительности зарастание происходит за счет исходных тундровых видов. Восстановление мохового покрова идет в основном за счет разрастания остатков моховой дернины. При нарушении моховой дернины основная ее часть погибает, но из верхних веточек могут вырастать молодые побеги, часто с видоизмененными

листьями. Из этих молодых побегов при наличии благоприятных экологических условий (влажности, снегового режима, температурного режима почвы) в течение нескольких лет образуются небольшие дернинки, которые, смыкаясь, формируют новый моховой покров. Легче всего восстанавливаются дернины *Aulacomnium palustre, A. turgidum, Hylocomium splendens*. Основным фактором, лимитирующим разрастание моховой дернины, как и сосудистых растений, является недостаток влаги.

Наряду с изучением линейных локальных нарушений было проведено обследование песчаного карьера, в котором после 1987 г. начались процессы зарастания.

Борта и верхние краевые участки карьера отличаются значительной сухостью. На песке появились поросль *Equisetum arvense*, отдельные дерновинки *Festuca ovina, Poa alpigena*, пионерные мхи *Funaria hygrometrica, Psilopilum laevigatum*, причем общее ПП растений менее 5%. При выраженном нивальном режиме, сопровождающемся увлажнением и оглеением субстрата (по узкому неровному днищу пробного карьера), зарастание происходит активнее: формируется редкозлаковое хвощево-моховое сообщество с ПП около 60%. Местами *Equisetum arvense* образует сплошной покров. Злаки (*Calamagrostis lapponica, Poa alpigena*) растут отдельными дерновинками, отличаются хорошим развитием (крупные листья, высокие цветоносы, толстые стебли). Здесь встречен редкий в районе вид *Poa pratensis*. Среди мхов наиболее обильны *Ceratodon purpureus, Psilopilum laevigatum, Anisothecium vaginale*, активно спороносящие, с хорошей жизненностью.

Сырое плоское днище большого песчаного карьера активно зарастает. В среднем ПП растительности 65—70%. Распределение растений по днищу неравномерное: основную роль играет хвощ, дающий ярко-зеленый аспект; местами наблюдаются скопления злаков, преимущественно *Puccinellia sibirica*, которая образует мощные кочки; отмечена крупная куртина (около 1 м^2) *Arctophila fulva*.

Зарастания почти не происходит при избыточной влажности субстрата на месте долгого лежания снежника. На таких участках отмечены лишь единичные проростки *Arctophila fulva, Eriophorum scheuchzeri, Carex concolor, Anisothecium vaginale, Bryum* sp. ПП составляет менее 1%.

Почти не происходит зарастания и в краевых частях днища из-за сухости субстрата. Появляющиеся проростки *Alopecurus alpinus, Puccinellia sibirica, Festuca ovina, Artemisia tilesii. Equisetum arvense, Psilopilum laevigatum, Funaria hygrometrica* засыпаются песком, сдуваемым со склонов.

Таким образом, и в карьерах скорость восстановления растительности напрямую зависит от влажности субстрата. Проведенная механическая рекультивация — выравнивание вершин песчаных отвалов в виде плато — не дала положительного эффекта из-за сухости субстрата, нет даже единичных всходов.

Хотя процессы нарушения и восстановления тундровой растительности изучались ранее (Дружинина, 1985; Творогов, 1988), наблюдения велись в более южных районах, климатические и эдафические условия которых значительно отличаются от условий в подзоне северных гипоарктических тундр Ямала, что не позволяет экстраполировать эти данные на исследуемый район.

Набор видов сосудистых растений, участвующих в зарастании на Ямале, оказался очень бедным — всего 56 видов (табл. 4), тогда как в окр. г. Воркуты отмечено 144 вида (Druzhinina, Zharkova, 1979), на Западном Таймыре — 89 (Matveyeva, 1979), на Чукотском п-ове — 104 вида (Yurtsev, Korobkov, 1979).

Наибольшее количество видов отмечено в КМП — 32 вида из числа аборигенных, тогда как в песчаном карьере — лишь 23 вида, в основном ценофобных, слагающих пионерные группировки. Почти столько же видов отмечено и при зарастании открытой торфяной поверхности — отвала торфа (22 вида).

Несмотря на малое число видов, набор их достаточно специфичен: отмечено лишь 25 видов, общих для Ямала и Западного Таймыра, 26 — для Ямала и Чукотки; несколько большее сходство наблюдается между видами Ямала и

ТАБЛИЦА 4

Сводный список сосудистых растений, встречающихся на техногенно нарушенных участках в центральной части п-ова Ямал

Виды	Присутствие в различных типах нарушений			Категория отношения вида к нарушениям покрова в разных регионах			
	ТО	КМП	песчаный карьер	п-ов Ямал	Воркута	Западный Таймыр	Чукотский п-ов
Equisetum arvense	—	+	+	II	II	I	I
Alopecurus alpinus	—	+	+	I	—	—	—
Calamagrostis holmii	—	+	—	I	—	I	—
C. langsdorffii	+	—	—	I	I	—	I
C. lapponica	—	—	+	II	II	—	I
C. neglecta	—	+	+	I	I	—	—
Deschampsia borealis	—	—	+	II	I	—	—
Poa alpigena	+	+	+	I	I	I	I
P. arctica	—	+	+	I	II	I	II
P. pratensis	—	—	+	II	II	—	—
Dupontia pelligera	—	—	+	I	—	—	I
Arctophila fulva	—	+	+	I	—	—	—
Phippsia algida	—	+	—	III	—	I	II
P. concinna	—	+	+	III	—	—	—
Festuca cryophila	+	—	—	II	I	II	—
F. ovina	—	—	+	I	II	—	—
Puccinellia sibirica	—	—	+	III	—	—	—
Eriophorum polystachyon	—	+	+	I	I	—	I
E. russeolum	+	+	—	I	—	—	—
E. scheuchzeri	—	—	+	II	II	I	I
Carex arctisibirica	—	+	—	0	0	I	—
C. concolor	+	+	+	I	I	I	I
Luzula confusa	+	+	—	0	—	I	—
L. wahlenbergii	+	+	—	0	—	—	—
Salix glauca	—	+	—	0	0	—	—
S. lanata	—	+	—	0	0	I	—
S. nummularia	—	+	—	0	—	I	—
S. pulchra	+	—	—	0	—	I	—
S. reptans	+	—	—	0	—	I	—
Betula nana	+	+	—	0	0	I	—
Rumex arcticus	—	—	+	I	—	—	I
Polygonum viviparum	+	+	—	I	I	I	I
Stellaria crassifolia	+	+	—	II	III	III	III
S. peduncularis	+	—	—	I	I	—	—
Cerastium jenisejense	+	+	—	I	II	I	I
Caltha arctica	—	+	—	I	I	—	I
Ranunculus gmelinii	—	+	—	II	—	—	—
R. hyperboreus	—	+	+	II	II	—	I
Cardamine pratensis	+	—	—	I	I	—	I
Draba hirta	—	—	+	II	—	II	II
Saxifraga cernua	+	—	—	II	II	II	II
S. foliolosa	+	—	—	I	—	—	I
Chrysosplenium tetrandrum	+	—	—	II	—	—	II
Comarum palustre	+	+	—	I	I	—	—
Dryas octopetala	—	+	—	0	—	—	—
Vaccinium uliginosum	—	+	—	0	0	I	—
V. vitis-idaea	—	+	—	0	0	—	—
Polemonium acutiflorum	+	—	—	I	I	—	I
Pedicularis oederi	—	+	—	0	—	—	—
P. sudetica	+	—	—	I	—	—	—
Valeriana capitata	+	+	—	I	I	I	I
Tripleurospermum hookeri	+	+	+	III	III	III	—
Tanacetum bipinnatum	—	+	—	II	II	III	—

Виды	Присутствие в различных типах нарушений			Категория отношения вида к нарушениям покрова в разных регионах			
	ТО	КМП	песчаный карьер	п-ов Ямал	Воркута	Западный Таймыр	Чукотский п-ов
Petasites frigidus	—	—	+	I	II	—	II
Artemisia tilesii	—	+	+	II	III	III	III
Senecio congestus	—	+	+	III	III	—	III

Воркуты (35 общих видов). Только 11 видов отмечено на нарушенных участках всех 4 районов.

По классификации, предложенной Б. А. Юрцевым и А. А. Коробковым (Yurtsev, Korobkov, 1979), большинство видов, участвующих в зарастании, относится к 0 и I категориям — виды, оставшиеся от прежних сообществ, и виды, хорошо растущие на нарушенных участках, но не предпочитающие их (соответственно 13 и 24); 13 видов относится ко II категории — виды, предпочитающие нарушенные участки; лишь 6 видов можно отнести к III категории — виды, встречающиеся только на нарушенных участках: *Phippsia algida, P. concinna, Deschampsia borealis, Puccinellia sibirica, Senecio congestus, Tripleurospermum hookeri.*

Таким образом, на Ямале при локальных нарушениях зарастание происходит за счет аборигенных видов исходных сообществ; внедрение пионерных видов и видов-апофитов незначительное. Это является особенностью зарастания локальных нарушений на Ямале, тогда как в других регионах, например, в окр. г. Воркуты, естественные сообщества поставляют только небольшую часть видов в производные, причем видовое разнообразие последних почти вдвое превышает таковое в коренных сообществах (Дружинина, 1985).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дружинина О. А. Динамика растительности в районах интенсивного освоения Крайнего Севера // Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука, 1985. С. 205—231. — *Ребристая О. В., Творогов В. А., Хитун О. В.* Флора Тазовского полуострова (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 22—35. — *Творогов В. А.* Естественное зарастание нарушенных участков тундры в районе Ямбургского газоконденсатного месторождения (полуостров Тазовский) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 11. С. 1577—1583. — *Druzhinina O. A., Zharkova Yu. G.* A study of plant communities of anthropogenic habitats in the area of the Vorcuta industrial center // Biol. Pap. Univ. Alaska. 1979. N 20. P. 30—53. — *Grolle R.* Hepatics of Europe including the Azores: an annotated list of species, with synonyms from the recent literature // J. Bryology. 1983. Vol. 12. N 3. P. 403—461. — *Koponen T., Isoviita P., Lammes T.* Flora Fennica. The bryophytes of Finland: an annotated checklist. Helsinki, 1977. 77 p. — *Matveyeva N. V.* An annotated list of plants inhabiting sites of natural and anthropogenic disturbances of tundra cover in western Taimyr: the settlement of Kresty // Biol. Pap. Univ. Alaska. 1979. N 20. P. 18—29. — *Yurtsev B. A., Korobkov A. A.* An annotated list of plants inhabiting sites of natural and anthropogenic disturbances of tundra cover: southeasternmost Chukchi peninsula // Biol. Pap. Univ. Alacka. 1979. N 20. P. 1—17.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 X 1992

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.972 (479)

А. Д. Михеев

НОВЫЙ ВИД РОДА *GALIUM* (*RUBIACEAE*) С КАВКАЗА

A. D. MIKHEYEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *GALIUM* (*RUBIACEAE*) FROM CAUCASUS

Приведено описание нового вида *Galium buschiorum* с Кавказа.

Galium buschiorum Mikheev sp. nov. (*Rubiaceae* Juss.). — Planta annua (?). Caulis debilis procumbens vel implexus divaricato-ramosus retrorsum aculeolatus glaber. Folia sena, superiora terna vel quaterna oblongato-obovata basi in petiolum alatum attenuata, ad nervos medios et margine retrorsum aculeolata, supra scabrella, 20—30 × 5—7 mm. Cymae laxae 3—7-florae apice caulium et ramulorum. Pedicelli 3—7 mm longi, glabri. Corolla flavescens rotata ca. 2.5 mm diametro, lobis obtusiusculis expanso-mucronatis, mucronibus 0.5—0.7 mm longis. Filamenta tubo corollae vix longiora; antherae flavae. Ovarium glabrum.

Typus: (Caucasus septentrionalis). Digoria. Ad declive sinistrum angustiarum Karagom silvis frondosis et pinetis tectum, 1650—1680 m supra mare. N 39. 12 VIII 1925. E. et N. Busch (LE) (Sub nomine *Galium aparine* L.) (LE).

Affinitas. Haec species ad sectionem *Kolgida* refertur. A speciebus affinibus bene dignoscitur: a *Galio runcinato* Ehrend. — foliis latioribus et area geographica; a *G. spurio* L. — foliis latioribus et lobis corollae mucronulatis; a *G. ibicino* Boiss. — corollis flavescentibus lobis mucronulatis et cymis multifloris; a *G. aparino* — foliis latioribus et corollis flavescentibus lobis mucronulatis.

Area geographica. Haec species adhuc e speciminibus a cl. E. et N. Busch in Digoria et Bayern in Daschkessan collectis nota est.

Растение однолетнее (?). Стебель слабый, простертый или сплетающийся, растопыренно-ветвистый, голый, с назад обращенными шипиками. Листьев в мутовке по 6, верхних по 3—4, они продолговато-обратнояйцевидные, в основании оттянутые в крылатый черешок, по средней жилке и краям с назад обращенными шипиками, сверху шероховатые, 20—30 × 5—7 мм. Дихазии рыхлые, 3—7-цветковые на концах стеблей и ветвей. Цветоножки 3—7 мм дл., голые. Венчик желтоватый, колесовидный, около 2.5 мм в диам., его лопасти туповатые, с простертыми остриями 0.5—0.7 мм дл. Тычиночные нити едва длиннее трубки венчика. Пыльники желтые. Завязь голая.

Тип: (Северный Кавказ). Дигория. Левый склон Карагомского ущелья, покрытый широколиственными породами и сосной, на месте бывшего сосняка. 1650—1680 м. № 39. 12 VIII 1925. Е. и Н. Буш (под названием *Galium aparine* L.) (LE).

Родство. Этот вид относится к секции *Kolgida*. Он хорошо отличается от близких видов: от *Galium runcinatum* Ehrend. — широкими листьями и ареалом; от *G. spurium* L. — широкими листьями и остроконечными лопастями венчика; от *G. ibicinum* Boiss. — желтоватым венчиком с остроконечными лопастями, более многоцветковыми дихазиями (3—7 цветков, а не 1—2); от *G. aparine* L. — более широкими листьями, желтоватым венчиком и остроконечными его лопастями.

Ареал. Пока этот вид известен по экземплярам, собранным Е. Буш и Н. Бушем в Дигории и Байерном — в Дашкесане.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
РАН

Получено 27 X 1992

УДК 582.795

Н. В. Степанов

TILIA NASCZOKINII (*TILIACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ИЗ ОКРЕСТНОСТЕЙ КРАСНОЯРСКА

N. V. STEPANOV. *TILIA NASCZOKINII* (*TILIACEAE*), A NEW SPECIES FROM THE NEIGHBOURHOOD OF KRASNOYARSK

При сравнении природной липы из окр. г. Красноярска с *Tilia cordata* и *T. sibirica* показано, что эти растения резко различаются. Красноярская липа представляет собой новый вид, которому дано название *Tilia nasczokinii.*

В Сибири встречается 2 вида лип — *Tilia cordata* Mill. и *T. sibirica* Bayer. Они распределяются по территории неравномерно в виде отдельных островков. При этом *T. cordata* (на крайнем востоке ее ареала) доходит до Иртыша, а *T. sibirica* встречается в Кемеровской и Томской областях (Васильев, Связева, 1986). Известны также изолированные местонахождения липы в окр. г. Красноярска (Крылов, 1935; Малеев, 1949; и др.). Подавляющее большинство исследователей (Малеев, 1949; Васильев, 1953, 1958; Черепнин, 1963; Положий, 1977; и др.) для данного региона приводят *T. sibirica.* Ю. П. Хлонов для этих же мест приводит то *T. cordata*, то *T. sibirica*; «...имеется и липа (*T. microphylla* = *T. cordata*). Сведения о крайней восточной ее границе распространения в районе Красноярска имеются у И. Пестова (1833), А. П. Степанова (1835)...» (Хлонов, 1965 : 10); «Самое восточное место произрастания в районе Красноярска указал Я. П. Прейн... Наряду с *T. parvifolia* = *T. cordata* он обнаружил там...» (Хлонов, 1965 : 11); «Небольшие куртины липы сибирской имеются на... правом берегу р. Енисей в районе заповедника „Столбы“» (Хлонов, 1965 : 12). В более поздней работе Хлонов (1990) липу сибирскую для Красноярского края не приводит.

Т. Н. Буторина и В. Д. Нащокин (1958) отмечают своеобразие липы под Красноярском и даже предлагают для нее ранг нового подвида — *Tilia sibirica* Fisch. subsp. *jenisseensis* Butorina. К сожалению, ни диагноз, ни тип обнародованы не были, и подвид *T. sibirica* subsp. *jenisseensis* остался, таким образом, nomen nudum. Л. М. Черепнин (1963) активно поддержал выделение нового таксона. Другие исследователи этот вопрос более не затрагивали.

В 1990 г. нами было найдено местонахождение липы на ручье Каштак, подробно описанное в работе Буториной и Нащокина (1958). Были произведены сборы в различные вегетационные периоды и сравнение их с аналогичными сборами других исследователей, в том числе с хр. Липового и из Манского займища. Подтверждаем полную идентичность образцов.

Признаки, на основании которых Буторина и Нащокин (1958) выделили новый подвид, следующие:

1) шаровидные, несколько приплюснутые орешки (не грушевидные);
2) преимущественно 2—3 (5)-цветковые соцветия (не 5—8 и более);
3) завязь ребристо опушенная (не равномерно);
4) сдвиг начала и конца вегетации на более ранние сроки (5—10 дней).

Для выяснения ряда вопросов, связанных с красноярскими липами, нами было просмотрено около 150 гербарных листов по роду *Tilia* (из них около 100 листов —

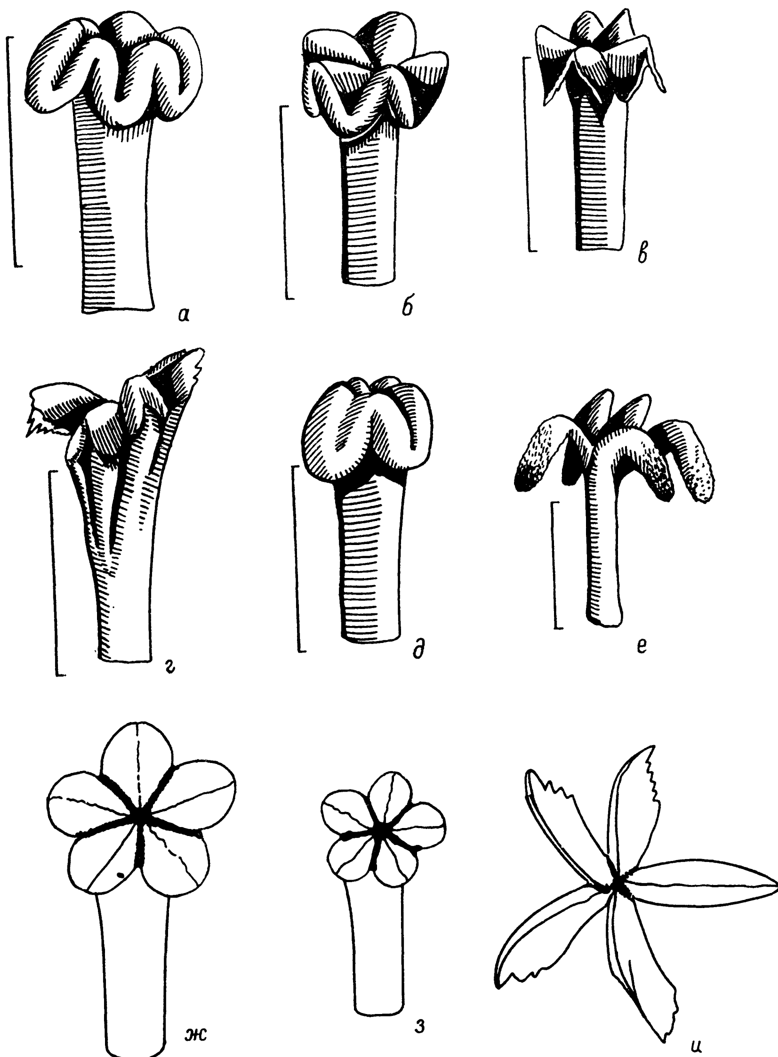


Рис. 1. Рыльца видов рода *Tilia* из ряда *Cordatae*.

Tilia cordata: *а* — начало—пик цветения, *б* — пик цветения, *в* — конец цветения, *г* — конец цветения (экземпляр с разорвавшимся в верхней части столбиком), *ж* — рыльце сверху; *Tilia sibirica*: *д* — пик—конец цветения, *з* — вид сверху; *Tilia nasczokinii*: *е* — начало—пик—конец цветения, *и* — рыльце сверху. Масштабная линейка — 1 мм.

по ряду *Cordatae* Maleev), хранящихся в гербариях Центрального сибирского института (KRAS) и Красноярского государственного университета (КГУ), а также Института леса и древесины им. В. Н. Сукачева (ИЛиД). Кроме этого, были исследованы интродуцированные *T. cordata, T. sibirica* и *T. amurensis* под Красноярском, *T. cordata* — в Ермаковском р-не [сюда липа была завезена из разных мест европейской части Российского государства, в том числе из Черниговской губернии в 1910 г., посажена в окр. пос. Танзыбей (урочище Титенкино), а также в окр. пос. Солба].

Для сравнения всех родственных видов *Cordatae* были привлечены дополнительные признаки. Относительно формы рылец можно сказать следующее: за период от начала до конца цветения их форма непостоянна, поэтому для сравнения необходимо использовать цветки одной стадии развития (лучше пик—конец цветения). На начальных стадиях цветения у *T. cordata* лопасти рыльца мясистые, набухшие, их длина примерно равна ширине, благодаря чему рыльце була-

вовидное, практически не отличимое от такового у *T. sibirica* (рис. 1, *а, д*). К концу цветения у *T. cordata* лопасти рыльца слегка расходятся, оно становится четко 5-лопастным (рис. 1, *б*). По отцветании лопасти усыхают и в основании отрываются друг от друга (рис. 1, *в*). В некоторых случаях разрыв между лопастями распространяется и на столбик (рис. 1, *г*), вследствие этого рыльце кажется звездчатым. При расхождении лопасти сохраняют (относительно стабильно) горизонтальную направленность.

У *T. sibirica* рыльце более или менее компактной формы в течение всего времени цветения (рис. 1, *д, з*).

У красноярских лип лопасти рыльца удлиненно-ланцетные (рис. 1, *е, и*), их длина в 3—5 раз превосходит ширину. Уже при распускании цветков рыльца расходятся и в пик цветения загибаются книзу. Эта форма рыльца сохраняется и в последующем (рис. 2).

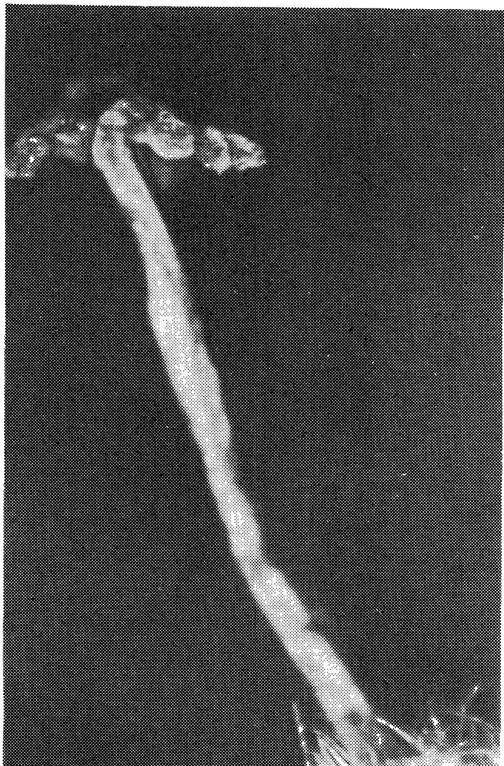


Рис. 2. Рыльце *Tilia nasczokinii.*

У всех изученных лип лопасти рыльца в поперечном сечении двускатные.

Было обращено внимание на следующие признаки, по которым обнаружились различия разной степени (исключая предложенные Буториной и Нащокиным).

1) Завязь приплюснуто-шаровидная, густо, длинно опушенная.

2) Терминальные листья на побегах текущего года удлиненные,[1] их длина в 1.5—2 раза превышает ширину (рис. 3), реже округлые, резко несимметричные, с косым, слабосердцевидным основанием; базальные листья округло-сердцевидной формы.

У *T. cordata* все листья округлой или слегка удлиненно-округло-сердцевидной формы, более или менее сердцевидные.

У *T. sibirica* терминальные листья более или менее округлой формы, с усеченным или ширококлиновидным, реже сердцевидным основанием, базальные листья округло-сердцевидные.

Отмеченный для красноярских лип признак характерен также и для порослевых побегов.

3) Зубцы по краю листа тупотреугольно-округлые или неравносторонне-прямоугольные, с резко оттянутой верхушкой, как у *T. amurensis* Rupr. (рис. 4, *б, г, л*).

У *T. cordata* зубцы более узкие и мелкие, со всеми вариантами — от полного отсутствия остроконечия до его хорошей выраженности (рис. 4, *а, д—з*).

У липы сибирской зубцы треугольные и узкотреугольные, с постепенным заострением (рис. 4, *в, и, к*).

4) Почечные чешуи в числе 3, как у *T. amurensis*. По нашим наблюдениям, а также согласно данным G. Hegi (1975) из Средней Европы, *T. cordata* имеет 2 почечные чешуи (очень редко 3). Аналогичная ситуация и у *T. sibirica*.

---

[1] Более подробно сравнение и фотоснимки завязей, столбиков и краев листовых пластинок лип из ряда *Cordatae* приведены в нашей отдельной работе (Степанов, 1992).



Рис. 3. Генеративная ветвь *Tilia nasczokinii*.

5) Набор хромосом (изучен пока на ограниченном материале: удалось прорастить 5 семян) 2n = 34. Для всех других представителей рода *Tilia* 2n = 82 (*T. cordata, T. sibirica* и др.) и 2n = 164 (*T. amurensis* и др.) (Хромосомные..., 1969; Хлонов, 1990). Подобные различия в соматических наборах хромосом пока необъяснимы; необходимы дальнейшие кариологические исследования.

Все вышеперечисленные признаки, а также географическая обособленность свидетельствуют о том, что мы имеем дело с таксоном, отличающимся от ранее известных. При этом, несмотря на то что наша липа относится к ряду *Cordatae*, она достаточно обособлена от других родственных видов. Особенно заметно ее отличие от *T. cordata* и *T. sibirica*. Зубчатостью листовой пластинки красноярская липа очень напоминает *T. amurensis*, но вопрос о близком родстве между ними остается пока открытым. Описывая данную липу как новый вид, мы предлагаем

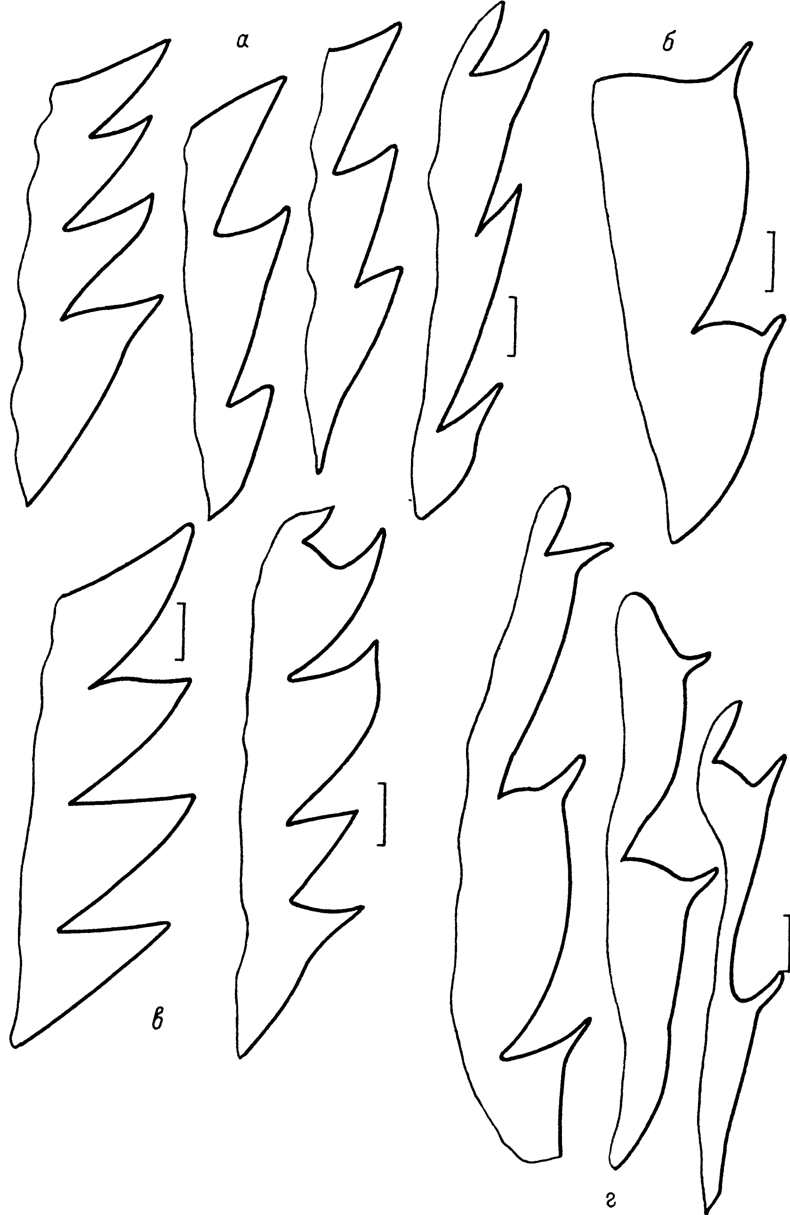


Рис. 4. Край листовой пластинки видов рода *Tilia*.

Tilia cordata: *а*, *ж* — интродуценты с о-ва Отдыха, окр. г. Красноярска (КГУ), *д* — то же в дендрарии Сибирского технологического института (КГУ), *е* — то же из Ермаковского р-на, урочище Титенкино (КГУ, KRAS), *з* — образец из Тобольской губернии, бассейн р. Носки (NS); *Tilia sibirica* из окр. с. Кузедеево: *в* — из бассейна р. Малый Теш (КГУ), *и* — с урочища Кордон (NS), *к* — с междуречья Большого и Малого Теша (NS); *Tilia amurensis*: *б* — из дендрария Сибирского технологического института (КГУ), *л* — из окр. г. Зея близ р. Зея (KRAS); *Tilia nasczokinii*: *г* — классическое местонахождение. Масштабная линейка — 1 мм.



Рис. 4 (*продолжение*).

дать ей название в честь одного из наиболее активных ее исследователей — известного сибирского ботаника и палеоботаника В. Д. Нащокина.

Tilia nasczokinii Stepanov sp. nov. — *T. sibirica* subsp. *jenisseensis* Butor. 1958, Тр. Гос. зап. «Столбы», 2 : 164, nom. nud. — *T. septentrionalis* auct. non Rupr.: Крылов, 1935, Фл. Зап. Сиб., 8 : 1893, p. p. — *T. sibirica* auct. non Bayer: Малеев, 1949, Фл. СССР, 15 : 18, p. p.; Васильев, 1953, Бот. журн. 38, 5 : 738; он же, 1958, Дер. и куст. СССР, 5 : 721, p. p.; Черепнин, 1963, Уч. зап. Красноярск. пед. ин-та, 24, 4 : 189; Положий, 1977, Фл. Красноярск. края, 7 : 18.

Arbor ad 20—25 m alta vel frutex truncis erectis vel ascendentibus ad 10—15 m altus. Gemmae ovoideo-ovales, 4—9 mm longae, 2.5—4 mm latae, squamis 3 instructae. Ramuli juvenilis parce pilosi, cito glabrescentes. Rami annotini brunnei. Folia novella basi subcordata vel subtruncata, subaequilateralia, adulta 5—9 cm

longa, 5—8 cm lata, in sobolibus ad 15 cm longa, 11 cm lata, terminalia elongata vel (rarius) orbicularia, manifeste asymmetrica, basi obliqua (rarius subcordata), basalia orbicularia, cordata, basi subobliqua, margine grosse dentata vel serrata, dentibus late triangulari-rotundatis, apice distincte attenuatis. Inflorescentia (1)2—3(5) flora, bracteae 3.5—6 cm longae, 1.0—1.6 cm latae, pedunculis 0.5—2 cm longis. Flores 0.8—1 cm in diam. Ovarium longe lanuginosum. Fructus juvenilis pilis longis et brevibus rufulis in seriebus alternantibus dispositis obsiti (costato-pilosi). Stigma stellatum, lobis 5 lanceolatis, arcuatim reflexis, 3—6-plo longioribus quam latis; fructus maturi applanato-globosi vel globosi, ad 0.5 cm in diam., pilis rufis intricatis dense obtecti (ad tomentosos).

Typus: prov. Krasnojarsk, in viciniis opp. Krasnojarsk et pagi Basaicha, ad limitem borealem reservati «Stolby», in valle rivuli Kaschtak (affuxionis fl. Basaicha), in declive orientale collis continui humilis. Pinetum magniherboso-variiherboso-graminosum, 19 IX 1990, N. V. Stepanov (LE, isotypi — NS, KRAS).

Affinitas. Species eis seriei *Cordatae* Maleev affinis, a quibus stigmatis stellati lobis lanceolatis 3—6-plo longioribus quam latis, fructibus applanato-globosis juvenilibus pilis longis et brevubus in seriebus alternantibus dispositis obsitis, dein tomentosis, inflorescentiis paucifloris differt. A *T. cordata* et *T. sibirica* foliis terminalibus asymmetricis oblique cordatis vel oblique truncatis (saepe elongatis), serratis, serraturis late triangularibus vel rectangularibus apice distincte attenuatis necnon squamis gemmarum 3 distinguitur.

In honorem florae Sibiriae et Tiliarum krasnojarskensium investigatoris, botanici et palaeobotanici cl. V. D. Nasczokinii species nominatur.

Дерево до 20—25 м или кустарник с прямыми или восходящими стволами до 10—15 м выс. Почки яйцевидно-овальные, 4—9 мм дл., 2.5—4 мм шир., с 3 почечными чешуями. Молодые побеги скудно опушенные, быстро оголяющиеся. Годовалые ветви коричневые. Молодые листья со слабосердцевидным или почти усеченным основанием, почти равнобокие. Закончившие рост листья 5—9 см дл., 5—8 см шир., на порослевых побегах до 15 см дл., 11 см шир. Терминальные листья удлиненные или (реже) округлые, резко несимметричные, с косым основанием (реже слабосердцевидным). Базальные листья округлые, сердцевидные, со слабо скошенным основанием, по краю крупнозубчатые или пильчатые. Зубцы широкотреугольно-округлые, с резко оттянутой верхушкой. Соцветие (1)2—3(5)-цветковое. Прицветные листья 3.5—6 см дл., 1—1.6 см шир., на ножках 0.5—2 см дл. Цветки 0.8—1 см в диам. Завязь длинно-шерстисто опушенная. Молодые плоды с чередующимися рядами (длинных с коротким) рыжеватых волосков (ребристо опушенных). Рыльце столбика звездчатое, из 5 ланцетных лопастей, дуговидно книзу изогнутых, их длина в 3—6 раз превышает ширину. Зрелые плоды приплюснуто-шаровидные или шаровидные, до 0.5 см в диам., густо опушенные спутанными рыжими волосками (до войлочно опушенных).

Тип: Красноярский край, окр. г. Красноярска и д. Базаихи, у северной границы заповедника «Столбы» в долине ручья Каштак (приток р. Базаихи), на восточном склоне невысокой гривы. Сосняк крупнотравно-разнотравно-злаковый, 19 IX 1990, Н. В. Степанов (LE, изотипы — NS, KRAS).

Родство. Вид близок к липам из ряда *Cordatae*, от которых отличается ланцетными лопастями звездчатого рыльца, длина лопастей в 3—6 раз превышает ширину; приплюснуто-шаровидными плодами, покрытыми в начале—середине роста чередующимися рядами (длинных с короткими) волосков, позднее войлочно опушенными; малоцветковыми соцветиями. От *T. cordata* и *T. sibirica* отличается несимметричными кососердцевидными или косоусеченными терминальными листьями (часто удлиненными), а также пильчатыми, широкотреугольными или прямоугольными с резко оттянутой верхушкой зубцами листьев и наличием 3 почечных чешуй.

Паратипы: займище на левом берегу р. Енисей, усадьба совхоза дома отдыха, на опушке леса, 10 VII 1940, Д. Нащокин, 1343; займище на левом

берегу р. Енисей, между реками Боровой и Минжуль, 10 VII 1940, Д. Нащокин, 1344, 1345; левый берег р. Енисей, Манское займище, 26 V 1947, Л. Черепнин; левый берег р. Енисей в 30 км выше от г. Красноярска, 14 VIII 1952, Л. Черепнин; Манское займище, в низине, 4 IX 1961, А. Яворский, 14802 (все вышеперечисленные образцы хранятся в гербарии Красноярского désинститута).

Многими исследователями отмечается значительная угнетенность липы под Красноярском: отсутствие плодоношения, кустарникоподобный габитус, плохое перенесение пересадки, слабый рост (Прейн, 1895, 1904; Ильин, 1934; Хлонов, 1965; и др.). Однако следует заметить, что ветки с генеративными побегами неоднократно собирались различными исследователями в течение XX в. (Черепнин, 1963). По нашим данным, состояние липы на Каштаке удовлетворительное. Имеется разновозрастной подрост (примерно от 5 до 15 лет). Кустовидные липы в 1990—1991 гг. цвели и дали примерно на 50% полноценные всхожие семена. Экземпляр, представленный деревом, входящим в I ярус, в 1990—1992 гг. практически не цвел. Молодые растения пересадку переносят неплохо даже при значительном повреждении корневой системы.

Наибольшая угроза данному виду в настоящий момент исходит от человека. За 160 лет, т. е. с тех пор, как стала известна липа под Красноярском, ее местообитания значительно изменились. Уже в 1895 г. Я. Прейн пишет: «...совершилось значительное увеличение ее (местности в окр. г. Красноярска. — *Н. С.*) населенности, особенно с тех пор, как основан был Красноярский мужской монастырь и проведена к нему удобная дорога в береговых горах Енисея...» (Прейн, 1895 : 116); «Для площадей под заимки участки леса с липой ... выжгли ... палами» (Прейн, 1895 : 105); «Кроме этого, ... много также губят здесь липы, выкапывая ее для отвоза в город обыкновенно по заказу. Заказы же эти иногда бывают очень велики...» (Прейн, 1895 : 116). Автором указывается, что липу для продажи выкапывали сотнями. Что касается описанного выше местонахождения липы на Каштаке, то оно уже находится в полукилометре от черты города.

Таким образом, для сохранения уникальной популяции *Tilia nasczokinii* необходимо взять под государственную охрану все известные местонахождения, а также проводить исследования по интродукции вида.

В заключение автор выражает искреннюю благодарность И. М. Красноборову за ценные советы при написании статьи, Е. Н. Муратовой за содействие в определении числа хромосом и Н. Н. Забинковой за помощь в составлении латинского диагноза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буторина Т. Н., Нащокин В. Д. Липа сибирская в заповеднике «Столбы» // Тр. Гос. заповедника «Столбы». Красноярск, 1958. Вып. 2. С. 152—167. — *Васильев И. В.* Новые данные о липе в окрестностях Красноярска // Бот. журн. 1953. Т. 38. № 5. С. 737—742. — *Васильев И. В.* Сем. 58. Липовые — *Tiliaceae* Juss. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 4. С. 659—726. — *Васильев И. В., Связева О. А.* Сем. *Tiliaceae* Juss. — Липовые // Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1986. Т. 3. С. 85—89. — *Ильин М. М.* О липе в окрестностях Красноярска // Бот. журн. 1934. Т. 19. № 4. С. 34 (цит. по: Хлонов, 1965). — *Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири. Томск, 1935. Вып. 8. С. 1819—2087. — *Малеев В. П.* Сем. Липовые — *Tiliaceae* Juss. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 15. С. 1—23. — *Пестов И. С.* Записки об Енисейской губернии Восточной Сибири. М., 1833 (цит. по: Хлонов, 1965). — *Положий А. В.* Сем. *Tiliaceae* — Липовые // Флора Красноярского края. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1977. Вып. 7. С. 18. — *Прейн Я.* Предварительный отчет об исследовании липы в окрестностях г. Красноярска // Изв. Вост.-Сиб. отд. РГО. Иркутск, 1895. Т. 25. № 4-5. С. 95—127. — *Прейн Я.* Дополнительные сведения о местонахождении липы в окрестностях Красноярска // Изв. Красноярск. подотд. Вост.-Сиб. отд. РГО. Красноярск, 1904. Т. 1. № 6. С. 72—77. — *Степанов А. П.* Енисейская губерния. Т. 1. СПб., 1835. 276 с. — *Степанов Н. В.* О липе в окрестностях Красноярска. Деп. в ВИНИТИ РАН. М., 1992. № 860-В92. 25 с. —

Хлонов Ю. П. Липы и липняки Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1965. 165 с. — *Хлонов Ю. П.* Липа сибирская — *Tilia sibirica* Bayer // Биологические основы охраны редких и исчезающих растений Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. С. 58—80. — *Хромосомные* числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 928 с. — *Черепнин Л. М.* Флора южной части Красноярского края. Вып. 4 // Уч. зап. Пед. ин-та. Красноярск, 1963. Т. 24. № 4. С. 3—270. — *Hegi G. Tiliaceae* // Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin; Hamburg: Verlag Paul Parey, 1975. Bd 5. Teil 1. S. 426—453.

Красноярский государственный университет Получено 27 IV 1992

УДК 582.992

М. Э. Оганесян

ОБЗОР ВИДОВ ПОДРОДА *SCAPIFLORAE* РОДА *CAMPANULA* (*CAMPANULACEAE*)

M. E. OGANESYAN. SYNOPSIS OF THE SPECIES OF THE SUBGENUS *SCAPIFLORAE* OF THE GENUS *CAMPANULA* (*CAMPANULACEAE*)

Установлен новый подрод рода *Campanula* — subgen. *Scapiflorae* comb. et stat. nov. После ревизии видового состава установлено, что подрод представлен 20 видами (25 таксонами), распространенными в Европе (1 вид), на Кавказе и в Передней Азии (16 видов), в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке (3 вида). Для каждого вида приводятся синонимика, тип, распространение и экология.

На основе секции *Scapiflorae* (Boiss.) Charadze (Харадзе, 1949) рода *Campanula* L. А. А. Колаковским (1984) был описан род *Hemisphaera* Kolak. В отличие от предшествующих авторов, придававших основное значение в диагностике данной группы характерной жизненной форме с одноцветковым цветоносом (Boissier, 1875; Фомин, 1904; Харадзе, 1949, 1976; Федоров, 1957), Колаковский выделяет как важнейший диагностический признак строение плода и семян. В диагнозе Колаковского значительно удачнее описывается эта группа, однако он включает в род *Hemisphaera* только кавказские виды. Между тем в группу *Scapiflorae* издавна совершенно справедливо включалась (Федоров, 1957) сибирско-дальневосточная группа видов: *Campanula dasyantha* Bieb., *C. aldanensis* Fed. et Karav. и *C. chamissonis* Fed. (subsect. *Scapiflorae* (Boiss.) Fed.). После ревизии мной кавказско-переднеазиатских представителей секций *Scapiflorae* (Boiss.) Charadze и *Rupestres* (Boiss.) Charadze я пришла к выводу, что к *Scapiflorae* нужно причислять виды не только с одноцветковым, но и с немногоцветковым цветоносом. Основное значение для диагностики имеют жизненная форма, строение плода (Колаковский, 1984) и семян (Колаковский, 1984, 1985; Оганесян, 1985; Сердюкова, 1985). Учитывая все эти признаки, к *Scapiflorae* нужно относить также виды *C. ledebouriana* Trautv., *C. petrophila* Rupr., *C. bornmuelleri* Náb., *C. pulvinaris* Hausskn. et Bornm., положение которых поразному понималось разными авторами (Фомин, 1904; Харадзе, 1949, 1976; Федоров, 1957; Damboldt, 1979; Колаковский, 1984, 1991). С учетом новых диагностических признаков необходимо в эту группу включить также вид *C. alpina* Jacj., ранее (Федоров, 1957) выделенный в монотипную подсекцию *Dasystigma* Fed. К *Scapiflorae* относится также ряд недавно описанных из Северной Осетии видов: *C. zeyensis* Amirchanov et Tavasiev, *C. kadargavanica* Amirchanov et Komzha и *C. songutica* Amirchanov. При этом вслед за Колаковским (1980) из *Scapiflorae* исключается вид *C. dzaaku* Albov. Я считаю также неправильным причисление к этой группе вида *C. hypopolia* Trautv. (Колаковский, 1991). Вид *C. minsterana* Grossh., относимый к *Scapiflorae* Ан. А. Федоровым (1957) и А. Л. Харадзе (1976), мною (Оганесян, 1981) отнесен в синонимы более или менее близкого к этой группе (Оганесян, 1991) вида *C. karakuschensis* Grossh. (=*Theodorovia karakuschensis* (Grossh.) Kolak.).

Род *Hemisphaera* Kolak. является очень компактной группой, достаточно изолированной по многим признакам. Следует особенно подчеркнуть, что по ультраструктуре поверхности семян эта группа не имеет аналогов в изученных группах колокольчиковых (Thulin, 1975; Оганесян, 1981, 1985; Беляев, 1984а,б, 1985, 1986; Shetler, Morin, 1986). В принципе род *Hemisphaera* вполне достоин признания. Однако в целях сохранения стабильности видовых названий компромиссным решением представляется повышение ранга группы *Scapiflorae* до уровня подрода рода *Campanula*. В пользу рассмотрения этой группы в пределах рода *Campanula* свидетельствуют также одинаковое для *Hemisphaera* с типовым подродом *Campanula* основное число хромосом x = 17 (Gadella, 1966; Хромосомные..., 1969; Index..., 1977, 1981, 1984; Числа ..., 1990) и их серологическая близость (Гудкова, 1990). Значительно более удачным, чем тип *Hemisphaera* (*Campanula doluchanovii* Charadze, отошедший в синонимы), представляется также тип *Scapiflorae* (*Campanula ciliata* Stev.).

Настоящий обзор является результатом проделанной мною обработки группы *Scapiflorae* для «Критического конспекта флоры Кавказа». Изучен материал из гербариев B, E, ERE, LE, SAV, SUCH, TBI, TGM. Данные о распространении кавказских видов являются исключительно оригинальными и приводятся по районам, принятым для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1986, 1991). Использованы данные о распространении видов, как оригинальные, так и литературные (Rechinger, Schimann-Czeika, 1965; Damboldt, 1979), а распространение европейских и сибирско-дальневосточных видов приведено в основном из литературы (Hayek, 1930; Крылов, 1949; Федоров, 1957; Попов, 1959; Гребенщиков, 1960; Shetler, 1963; Ворошилов, 1966; Стоянов и др., 1967; Высокогорная..., 1972; Определитель..., 1974; Fedorov, 1976; Hegi, Merxmüller, 1976; Флора Центральной..., 1979; Med-Checklist, 1984; Ревушкин, 1988; Хохряков, 1989).

Genus *Campanula* L.

Subgenus Scapiflorae (Boiss.) Oganesian, comb. et stat. nov. — Grex *Scapiflorae* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 894. — Ser. *Scapiflorae* (Boiss.) Fomin, 1904, Fl. Cauc. Crit. 4, 6 : 45. — Sect. *Scapiflorae* (Boiss.) Charadze, 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 25. — Subsect. *Scapiflorae* (Boiss.) Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 256. — Grex *Rupestres* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 894, p. p. — Ser. *Rupestres* (Boiss.) Fomin, 1905, Fl. Cauc. Crit. 4, 6 : 68, p. p. — Sect. *Rupestres* (Boiss.) Charadze, 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 24, p. p. — Subsect. *Rupestres* (Boiss.) Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 465, 282, p. p. — Subsect. *Dasystigma* Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 461, 186. — *Hemisphaera* Kolak. 1984, Охр. прир. Груз. 12 : 161.

Поликарпические стержнекорневые моноподиально ветвящиеся травы с розеточными многолетними скелетными вегетативными побегами. Репродуктивные побеги пазушные, специализированные, моноциклические, слабо облиственные, одно- и немногоцветковые. Коробочка поникающая, вскрывающаяся у основания тремя аксикорновыми щелями, морфологически дифференцированная на две части — нижнюю коническую, «чашечную», и верхнюю полусферическую, сильно выступающую «цветоложную» часть, в которой расположены семеносцы, несущие по 10—20 семян. Семена крупные (1×1. 5—2 мм), уплощенные, с округлым ободком по краю, эллиптические, с довольно широко срезанным рубчиком, с поверхности матовые, продольно-полосатые; ультраструктура поверхности линейная, с очень толстыми поперечно-шероховатыми ребрами, образованными сильно утолщенными антиклинальными стенками эпидермы семенной кожуры.

Т и п: *C. ciliata* Stev.

20 видов (25 таксонов). Ареал разделен на три части с большими дизъюнкциями — европейскую, кавказско-северопереднеазиатскую и восточ-

носибирско-дальневосточную. Облигатные или преимущественно петрофитные виды приурочены к среднему и верхнему горным поясам.

1. *C. petrophila* Rupr. 1867, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 11 : 186. — *Hemisphaera petrophila* (Rupr.) Kolak. et Serdjukova, 1991, в: Колак. Колокольчиковые Кавказа: 123.

Лектотип: (Федоров, 1957 : 286) «Caucas. orient. Tindal, montes Bogos. Pr. Zawagadar, in reg. rup. subalp. 1070—1110 hex. 12 Jul. 1861. Ruprecht». (LE!).

ЦК: Малк. (Эльбрус, верховья р. Безенга), В. Тер.; ВК: все районы; ЗЗ: Инг.-Рион (Сванетский хр., Рача-Лечхуми, редко); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв. (Главный хр. в окр. г. Шемаха).

На скалах, моренах, субальпийских лугах, редко на альпийских коврах. В среднем и верхнем горных поясах, 1600—3300 м над ур. м. Эндемик центральной и восточной частей Большого Кавказа.

Западнее горы Казбек встречается спорадически. Наиболее распространен во флористическом районе Пшави—Тушети—Хевсурети (Флора Грузии, 1975 : 7), где в то же время обладает наибольшей морфологической изменчивостью и более широким экологическим диапазоном (здесь встречается на альпийских коврах).

2. *C. saxifraga* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 155. — *Hemisphaera saxifraga* (Bieb.) Kolak. 1984, Охр. прир. Груз. 12 : 167.

а) *C. saxifraga* subsp. *saxifraga.* — *C. saxifraga* var. *leptorrhiza* Somm. et Levier, 1900, Тр. Петерб. бот. сада, 16 : 318.

Описан с Центр. Кавказа.

Тип: «Ex summo monte Beschtau» (LE!).

ЗП: Бело-Лаб.; ЗК: Уруб-Теб., В. Куб.; ЦК: все районы; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (сев.).

На скалах, моренах, осыпях, редко на субальпийских и альпийских лугах. Преимущественно в среднем и верхнем горных поясах, (1400)1600—3200 м над ур. м. Эндемик Большого Кавказа к западу от р. Терек.

По всему ареалу *C. saxifraga* subsp. *saxifraga* с большей или меньшей частотой встречаются формы с опушенными венчиком и чашечкой, что считалось основным диагностическим признаком для *C. saxifraga* subsp. *aucheri.* Листья у этих экземпляров обычно типичные для *C. saxifraga* subsp. *saxifraga*: кроме краев, голые, но встречаются и полностью опушенные. Следует отметить, что у этого подвида варьирует и опушение цветоложа. К западу от Центрального Кавказа начинают попадаться экземпляры с голым цветоложем, тогда как опушенность его считалась основным диагностическим признаком для видов этой группы (Фомин, 1903—1907; Федоров, 1957). Даже у типового экземпляра цветоложе голое. Вообще интересно отметить, что в популяции из классического местообитания (гора Бештау), которая является наиболее северной, низко расположенной и изолированной от основного ареала, представлен практически весь спектр изменчивости этого подвида. К *C. saxifraga* subsp. *saxifraga* я отношу растения с голыми или опушенными цветоложем и венчиком. Листья также довольно сильно варьируют: обычно, кроме краев, они голые (но встречаются и равномерно опушенные, и совершенно голые), узколопатчатые или ланцетные, зубчатые, городчатые или цельнокрайные. В центральной части Большого Кавказа, от Балкарии до р. Терек, в особенности на его южном макросклоне, формы с признаками *C. saxifraga* subsp. *saxifraga* и *C. saxifraga* subsp. *aucheri* встречаются почти с одинаковой частотой. К востоку от р. Терек, в районе Хевсурети—Пшави—Тушети, сохраняются обе формы, но начинают преобладать экземпляры с признаками *C. saxifraga* subsp. *argunensis*, которые совершенно не встречаются к западу от р. Терек. Границу между подвидами *C. saxifraga* subsp. *saxifraga* и *C. saxifraga* subsp. *argunensis* я провожу примерно к востоку от рек Пшавская Арагви и Терек. Значительно труднее разграничить *C. saxifraga* subsp. *saxifraga*

и *C. saxifraga* subsp. *aucheri*, так как в Южной Осетии эти формы почти одинаково часты. Однако, учитывая, что на Малом Кавказе *C. saxifraga* subsp. *aucheri* довольно постоянен в своих признаках, основным ареалом *C. saxifraga* subsp. *saxifraga* я считаю Большой Кавказ западнее р. Терек, а ареалом *C. saxifraga* subsp. *aucheri* — Малый Кавказ и Армянское нагорье.

b) C. saxifraga subsp. argunensis (Rupr.) Oganesian, comb. et stat. nov. — *C. argunensis* Rupr. 1867, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 11 : 181. — *Hemisphaera argunensis* (Rupr.) Kolak. et Serdjukova, 1984, в: Колак. Охр. прир. Груз. 12 : 162. — *Campanula aucheri* auct. non A. DC.: Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 905, p. p. — *C. doluchanovii* Charadze, 1947, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 13 : 54. — *Hemisphaera doluchanovii* (Charadze) Kolak. 1984, цит. соч. : 158.

Описан из Вост. Кавказа.

Тип: «Argun bei Jewdokimowskoje, 1860, Bayern» (LE!).

ЦК: В. Тер. (восточнее р. Терек); ВК: все районы; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Пшави); ВЗ: Алаз.-Агрич.

На скалах, моренах, осыпях, альпийских коврах и лужайках. Преимущественно в среднем и верхнем горных поясах, (1200)1600—3300(4000) м над ур. м. Эндемик восточной части Большого Кавказа.

В районе Хевсурети—Пшави—Тушети и пограничных областях Чечено-Ингушетии вариабельность вида *C. saxifraga* максимальна. Здесь встречаются формы с признаками всех его подвидов, однако явно преобладают экземпляры с признаками *C. saxifraga* subsp. *argunensis* — очень ширококолокольчатым венчиком, зубцами чашечки, доходящими до разреза венчика, коротким равномерным опушением всего растения и округлыми, оттянутыми в явный черешок розеточными листьями. Восточнее *C. saxifraga* subsp. *argunensis* почти не варьирует.

Типовые экземпляры вида *C. doluchanovii* Charadze (holo — TBI!, iso — TBI!, ERE), описанного из Лагодехского заповедника, резко отличаются от *C. saxifraga* subsp. *argunensis* по размерам всего растения, но только по размерам; в том же заповеднике наблюдаются все переходные формы к типичному подвиду *C. saxifraga* subsp. *argunensis*. Такие же крупные экземпляры встречаются в Тушетии и в Азербайджане, в окр. г. Нуха, и тоже при наличии переходных форм. Таким образом, ареал *C. doluchanovii* полностью охватывается ареалом *C. saxifrage* subsp. *argunensis*, а основной диагностический признак — размер всего растения — является непостоянным. Очевидно, *C. doluchanovii* — просто форма вида, произрастающего в наиболее теплых и влажных местах южного макросклона Большого Кавказа и не заслуживающего таксономического выделения.

c) C. saxifraga subsp. meyerana (Rupr.) Oganesian, comb. et stat. nov. — *C. meyerana* Rupr. 1867, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 11 : 178. — *Hemisphaera meyerana* (Rupr.) Kolak. et Serdjukova, 1984, в: Колак. Охр. прир. Груз. 12 : 166. — *Campanula anomala* Fomin, 1905, Fl. Cauc. Crit. 1, 6 : 53, p. p. excl. typ. — *Hemisphaera anomala* Kolak. et Serdjukova, 1984, в: Колак. цит. соч. : 162, p.p. non *Campanula anomala* Fomin, 1905. — *Campanula fominii* Grossh. 1933, Тр. Азерб. отд. Закавк. фил. АН СССР, 1 : 56. — *Hamisphaera fominii* (Grossh.) Kolak. et Serdjukova, 1984, в: Колак. цит. соч. : 166.

Описан из Вост. Кавказа.

Синтипы: «Tufandagh, Schachdagh, d. 30 julii 1830, [C. A. Meyer] Enum. Cauc. Casp. N 701» (LE!), «In alpibus Schachdagh, Tufandagh, d. 30, 31 julii m. 1830, [C. A. Meyer] Enum. Cauc. Casp. N 701» (LE!).

ВК: Кубин.

На известняковых скалах. В среднем и верхнем горных поясах, 1800—2800 м над ур. м. Узколокальный эндемик горы Шахдаг и бассейна р. Кусарчай.

Уже у синтипов все признаки варьируют: цветоложе голое или опушенное; венчик и вся чашечка голые или опушенные; листья опушенные или же, кроме

краев, голые, крупно- или мелкозубчатые. А. В. Фомин (1903—1907) на основании такого признака, как голое цветоложе, включал *C. meyerana* Rupr. в синонимы *C. anomala* Fomin. А. А. Гроссгейм (1933) экземпляры из среднего горного пояса с более сильно выраженными признаками описал как *C. fominii* Grossh. без указания типа (согласно диагнозу, каудексы толстые, листья голые, крупнозубчатые, венчик голый, цветоложе опушенное). Типичные экземпляры *C. fominii* действительно сильно различаются и по вегетативным органам очень напоминают вид *C. karakuschensis* Grossh., однако все их переходные формы связаны, с одной стороны, с *C. saxifraga* subsp. *meyerana*, а с другой — с *C. saxifraga* subsp. *argunensis*. В силу наличия переходных форм этот таксон не заслуживает видового ранга, однако имеет вполне определенный, хотя и узкий, ареал.

d) *C. saxifraga* subsp. *aucheri* (A. DC.) Oganesian, comb. et stat. nov. — *C. aucheri* A. DC. 1839, in : DC., Prodr. 7, 2 : 460. — *Hemisphaera aucheri* (A. DC.) Kolak. 1984, Охр. прир. Груз. 12 : 163. — *Campanula ruprechtii* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 905. — *C. gilanica* Rupr. 1867, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 11 : 182, non *C. ghilanensis* Pall. ex Roem. et Schult. 1819. — *C. pubiflora* Rupr. 1867, l. c.: 179. — *C. fallax* Rupr. 1867, l. c.: 184. — *C. saxifraga* var. *transcaucasica* Rupr. 1867, l. c.: 184. — *C. pilosa* var. *pontica* C. Koch, 1850, Linnaea, 23 : 638. — *C. alpigena* C. Koch, 1850, l. c.: 162. — *C. tridentata* var. *pubiflora* Aznav. 1819, Mag. Bot. Lapan. 17 : 17. — *C. aucheri* var. *compacta* Fomin, 1905, Fl. Cauc. Crit. 4, 6 : 61. — *C. armazica* Charadze, 1947, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 13 : 51. — *Hemisphaera armazica* (Charadze) Kolak. 1984, цит. соч.: 163. — *Campanula froedinii* Rech. f. 1950, Anzeig. Acad. Wiss. (Wien), 87 : 195.

Описан из Вост. Турции.

Тип: «In montibus Armeniae, Aucher» (G, herb. DC., photo!).

ЗЗ: Рион.-Квир. (Аджаро-Имеретинский хр.), Адж.; ЦЗ: все районы; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: все районы; ЮЗ: все районы. Юго-зап. Азия: Сев. и Вост. Анатолия (на запад до 39° в. д., на юг до 38° с. ш.), сев.-зап. Иран (Гилян).

На скалах, осыпях, моренах, остепненных щебнистых склонах, каменистых альпийских лужайках, редко на альпийских коврах. Преимущественно в среднем и верхнем горных поясах, (1000) 1700—3500 (4000) м над ур. м.

Этот подвид значительно постояннее в признаках, чем *C. saxifraga* subsp. *saxifraga*. Для него характерны короткое равномерное опушение всего растения, ланцетные (редко узколопатчатые), цельнокрайные, зубчатые или городчатые листья и ширококолокольчатый венчик. Однако иногда встречаются совершенно голые экземпляры (ЮЗЗ: Ахалцихе) или (чаще) только с голыми листьями. Венчик же почти всегда опушенный.

Вид *C. alpigena* C. Koch, описанный с Понтийского хр., J. Damboldt (1979) отнес в синонимы *C. aucheri* A. DC. Образцы в гербариях LE и TBI в основном с Триалетского и Аджаро-Имеретинского хребтов и пограничных областей Турции, определенные как *C. alpigena*, — просто формы *C saxifraga* subsp. *aucheri* из альпийского пояса. Вид *C. ruprechtii* Boiss. (=*C. gilanica* Rupr.) известен только по типовому образцу: «In alpibus gilanensis, Gmelin», LE! (Оганесян, 1981), который я тоже считаю экземпляром *C. saxifraga* subsp. *aucheri* из альпийского пояса. E. Boissier (1875) со знаком вопроса приводит образец *C. aucheri*: «In alpibus prov. Gilan Persiae? (Auch. 2906, specimina incompleta fructifera)». Во «Флоре Ирана» данных о видах группы *Scapiflorae* нет. Таким образом, классическое местообитание *C. ruprechtii* — наиболее юго-восточное изолированное местонахождение *C. saxifraga* subsp. *aucheri*.

Вид *C. armazica* Charadze описан из района г. Мцхета в окр. г. Тбилиси: «Mzchet. 27 V 1910. D. Sosnowsky» (holo — TBI!). Если исключить растения с Триалетского хр., определенные как *C. armazica* (LE, TBI), остается небольшая изолированная популяция из г. Мцхета — невысокие растения ксерофитного

облика, с очень плотными подушками, мелкими, лопатчатыми, обычно крупнозубчатыми листьями. Признаки этой наиболее северной и низкогорной (1000 м над ур. м.) популяции действительно постоянны, однако укладываются в пределы изменчивости *C. saxifraga* subsp. *aucheri*.

3. *C. besenginica* Fomin, 1902, Тр. Тифл. бот. сада., 6, 2 : 8. — *Hemisphaera besenginica* (Fomin) Kolak. et Serdjukova, 1984, в: Колак. Охр. прир. Груз. 12 : 163.

Descr. emend.: Листья с внутренней поверхности покрыты загнутыми назад прижатыми волосками, с наружной — голые, блестящие, изредка изнутри голые (тогда их внутренняя поверхность тусклая), придатки чашечки обычно почти незаметные, зубчиковидные, реже узколинейные, достигающие длины трубки чашечки, с внутренней стороны шерстистые, с наружной голые. Цветоложе голое или волосистое.

Folia supra pilis appressis reflexis tecta, subtus glabra, nitida, raro utrinque glabra, sed tunc supra opaca. Calycis appendices subinconspicuae, denticuliformes, rarius anguste lineares, calycis tudo aequilongae, ab interiore lanatae, ab exteriore glabrae. Receptaculum glabrum vel pilosum.

Описан с Центр. Кавказа.

Лектотип: (Ан. А. Федоров, 1950, in sched.) «Тверск. обл., ледник Безенги, 6000′, 25 VII 1892, В. Липский» (lecto — LE!).

ЗК: В. Куб. (Учкулан); ЦК: В. Кум. (гора Бермамут), Малк. (верховья рек Малка, Баксан, Чегем и Черек Безенгийский).

На скалах и моренах у ледников. В среднем и верхнем горных поясах, 1700—2700 м над ур. м. Эндемик Палеоэльбрусского флористического района (Галушко, 1976).

4. *C. kryophila* Rupr. 1867, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 11 : 184. *C. ardonensis* var. *kryophila* (Rupr.) Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 906. *Hemisphaera kryophila* (Rupr.) Kolak. 1984, Охр. прир. Груз. 12 : 166.

Описан с Центр. Кавказа.

Тип: «Distr. Alagir. Ad glaciem pr. Zei, 1000—1070 hex. 5. Sept. 1861. Ruprecht» (LE!).

ЦК: В. Тер.

На скалах у окраин ледников. В верхнем горном поясе, 2100—3000 м над ур. м. Узколокальный эндемик верховьев р. Ардон на Центральном Кавказе.

5. *C. zeyensis* Amirchanov et Tavasiev, 1974, Бюл. МОИП, отд. биол. 84, 6 : 119.

Описан с Центр. Кавказа.

Тип: «Северо-Осетинская АССР, Алагирский р-н, верховья р. Цейдон, северный склон хр. Кальпер, 2000 м над ур. м., крупноглыбовая осыпь гранитов, 6 УП 1977, А. Амирханов» (MW!).

ЦК: В. Тер.

На скалах и осыпях в субальпийской и альпийской зонах.

Известен только по типовым экземплярам.

Вид, очень близкий к *C. kryophila*, не имеющий обособленного ареала и нуждающийся в дополнительном изучении.

6. *C. kadargavanica* Amirchanov et Komzha, 1984, Бот. иссл. в заповедниках РСФСР : 138.

Описан с Центр. Кавказа.

Тип: «Сверная Осетия, Скалистый хр., ущелье р. Фиагдон (каньон Кадаргаван), в трещинах известняковых скал в лесном поясе, восточная экспозиция, 1000 м над ур. м., 24 VI 1982, А. Амирханов» (MW!, iso — LE!).

ЦЗ: В. Тер.

На влажных доломитовых скалах в лесном поясе, 1000 м над ур. м. Узколокальный эндемик массивов Тбаухох, Карнухох и Кионхох.

7. *C. ardonensis* Rupr. 1867, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 11 : 185. — *Hemisphaera ardionensis* (Rupr.) Kolak. et Serdjukova, 1984, в: Колак. Охр. прир. Груз. 12 : 162.

Описан с Центр. Кавказа.

Тип: «Caucass. Ossetia, districtus Alagir. Ad fl. Ardon infra Misurtzy. 520 hex. 21 Majo 1861. Ruprecht» (LE!, iso — TGM!).

ЦК: В. Тер.

На скалах в нижнем и среднем горных поясах, 1200—2300 м над ур. м. узколокальный эндемик верховья р. Ардон на Большом Кавказе.

8. *C. bellidifolia* Adam, 1805, in: Weber fil. et Mohr, Beitr. Naturk. 1 : 47. — *C. adami* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 155. — *Hemisphaera bellidifolia* (Adam) Kolak. et Serdjukova, 1984, в: Колак. Охр. прир. Груз. 12 : 163. *C. sosnowskyi* Charadze, 1947, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 13 : 109. — *Hemisphaera sosnowskyi* (Charadze) Kolak. 1984, цит. соч.: 167.

Описан из Осетии («In Ossetia»).

ЦК: В. Тер., ВК: Ассо-Арг. (граница с В. Тер.); ЦЗ: Карт.-Ю.Ос. (Гудаур, Крестовый перевал).

На скалах (нижнего) среднего и верхнего горных поясов, (1000) 1500—3000 (3400) м над ур. м. Эндемик верховьев рек Терек, Фиагдон, Ардон и некоторых прилежащих хребтов на Большом Кавказе.

Вид *C. sosnowskyi* Charadze, описанный из Грузии («Казбекский р-н. Окр. сел. Чми. Скалистый хр. Левый борт ущелья Диднеуа-Ком. На известняковых скалах в субальпийском поясе, 13 VII 1946, А. Харадзе, К. Хуцишвили», holo — TBI!), по всем признакам укладывается в амплитуду изменчивости довольно полиморфного *C. bellidifolia.* С видами *C. fominii* Grossh. и *C. kryophila* Rupr., с которыми он сравнивается при описании, имеет мало общего. Ареал *C. sosnowkyi* полностью охватывается ареалом *C. bellidifolia.*

9. *C. circassica* Fomin, 1905, Fl. Cauc. Crit. 4, 6 : 52; он же, 1903, в: Гриневецкий. Результаты двух ботан. путешествий на Кавказе: 126, nom. nud. — *Hemisphaera circassica* (Fomin) Kolak. et Serdjukova, 1984, в: Колак. Охр. прир. Груз. 12 : 166. — *Campanula anomala* Fomin, 1905, цит. соч. 4, 6 : 53; он же, 1903, в: Гриневецкий, цит. соч.: 126, nom. nud. — *Hemisphaera anomala* (Fomin) Kolak. et Serdjukova, 1984, цит. соч. : 162. — *Campanula saxifraga* var. *tridentata* Rupr. 1867, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 11 : 184, non *C. tridentata* Schreb. — *C. saxifraga* auct. non Bieb.: Albov. 1895, Prodr. Fl. Colch.: 157, p. p. — *C. aucheri* auct. non A. DC.: Albov, цит. соч.: 157, p. p.

Descr. emend.: Все растение, включая цветоложе, голое или опушенное.

Tota planta (receptaculo incluso) glabra vel pubescens.

Описан из Зап. Кавказа.

Тип: «Альпийский луг на горе Псеашхо, 14, 27 VII 1901, Гриневецкий» (TU?, iso — TBI!).

ЗК: Бело-Лаб., ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.

На каменистых лужайках, известняковых и неизвестняковых скалах, моренах. Преимущественно в среднем и верхнем горных поясах, (1000) 1800—3200 м над ур. м.

Один из синтипов *C. anomala* Fomin: «Верховья р. Уруштен близ перевала Псеашхо, 13 VII 1901» (TBI!), не отличается от *C. circassica*, если учесть размах вариабельности последнего. Кроме того, оба вида описаны практически из одного места — с перевала Псеашхо (*C. anomala* также «На скалах горы

Фишт, 24 VII 1901, Гриневецкий»). На всей этой местности распространен только один довольно изменчивый вид. Голотип *C. circassica*, возможно, находится в гербарии Тартуского университета, изотипы хранились в Естественно-историческом музее графини Е. П. Шереметевой в с. Михайловском Московской губ. (Гриневецкий, 1903).

Распространение *C. circassica* в Бело-Лабинском р-не совпадает с границами распространения колхидских элементов на северном склоне Западного Кавказа (Малеев, 1939). К востоку от р. Уруштен он, по-видимому, не встречается. Многочисленные экземпляры с голым цветоложем, встречающиеся на территории от р. Уруштен до Балкарии включительно, следует относить к виду *C. saxifraga* subsp. *saxifraga*, так как опушение цветоложа у него также варьирует. Наиболее западная точка ареала *C. circassica* — гора Два Брата в окр. г. Туапсе, где этот вид спускается в нижний горный пояс. Растения из этой изолированной популяции несколько отличаются по форме зубцов и придатков чашечки и часто полностью опушены (включая цветоложе). Растения варьируют от голых до опушенных (включая цветоложе) также на северном склоне Большого Кавказа. На южном его макросклоне в районах Абхазии и Ингури-Рионском у *C. circassica* цветоложе всегда голое. В Сванетии и Лечхуми встречается спорадически внутри ареала типичного подвида *C. saxifraga* subsp. *saxifraga*. Это свидетельствует о том, что оба вида не близки и не гибридизируют. *C. circassica* встречается также совместно с *C. tridentata* subsp. *biebersteiniana*. *C. circassica* наиболее близок виду *C. radchensis* Charadze, который отличается от него сильной опушенностью и большей ксероморфностью. По-видимому, *C. circassica* и *C. radchensis* — автохтонные североколхидские виды, возникшие от общего предка, а подвид *C. saxifraga* subsp. *saxifraga* в Ингури-Рионский район распространился из Центрального Кавказа сравнительно недавно, а дальше на запад проникнуть не успел.

10. *C. radchensis* Charadze, 1947, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 13 : 53. — *Hemisphaera radchensis* (Charadze) Kolak. 1984, Охр. прир. Груз. 12 : 167.

Описан из Зап. Закавказья.

Лектотип: (Харадзе, 1968, in sched. sub holotypo) «Гора Сацалике. Рачинский у. Кутаисской губ. На скалах, 2 VII 1916, И. Буачидзе» (TBI!, isolecto — LE!).

ЗЗ. Инг.-Рион (Рача-Лечхуми, Мегрелия).

На скалах, осыпях, в каменистых местах, преимущественно известняковых. В среднем и верхнем горных поясах, 1900-2800 м над ур. м. Эндемик известняковых массивов Западной Грузии.

11. *C. songutica* Amirchanov, 1984, Ботан. иссл. в заповедниках РСФСР: 136.

Описан с Центр. Кавказа.

Тип: «Северная Осетия, бассейн р. Урух, северный склон Цейского хр., морена ледника Малый Сонгути, 3100 м над ур. м., 25 VIII 1980, А. Амирханов, Н. Филонов, А. Щербаков» (MW!, iso — LE!).

ЦК: В. Тер.

На моренах ледника, 3100 м над ур. м.

Известен только по типовым образцам.

Вопреки мнению автора вида он более близок к *C. circassica* и *C. radchensis*, а не к *C. alpigena* и *C. aucheri*.

12. *C. tridentata* Schreb. 1766, Icon. Descr. Pl. Dec. 1 : 3, Tab. 2. — *Hemisphaera tridentata* (Schreb.) Kolak. 1991, Колокольчиковые Кавказа: 115.

а) *C. tridentata* subsp. *tridentata*. — *C. tridentata* Schreb. var. *gracilis* Fomin, 1904, Fl. Cauc. Crit. 4, 6 : 51. — *C. bithynica* A. DC. 1839, in DC., Prodr. 7, 2 : 460.

Описан из Турции.

Тип: «In Cappadocia, Tournefort».

ЗЗ: Адж. (гора Арсиан); ЦЗ: Лори; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх. (Триалетский хр.), Джав.-В. Ах., Араг.; ЮЗЗ: Севан., Дар., Нах. (Зангезурский хр.), Занг., Мегри-Зан. Юго-Зап. Азия; Сев., Вост. и ? Юго-Зап. (Анталья) Анатолия.

На альпийских коврах, редко на субальпийских лугах, в каменистых местах и на скалах. Преимущественно в верхнем горном поясе, (1600) 2200—3200 (3900) м над ур. м.

На Малом Кавказе *C. tridentata* subsp. *tridentata* является эдификатором формации «альпийских ковров» и обычно не встречается на высоте ниже 2800 м над ур. м. Только на северном макросклоне Малого Кавказа в наиболее влажных местах он изредка спускается в субальпийский пояс и сразу же приобретает черты *C. tridentata* subsp. *biebersteiniana*. В Северной Турции изредка может спускаться даже до 1600 м над ур. м., что объясняется большей влажностью этого района, как и на Большом Кавказе. В основной части ареала на Малом Кавказе и Армянском нагорье, где *C. tridentata* subsp. *tridentata* растет в альпийском поясе, он довольно постоянен в признаках.

b) *C tridentata* subsp. *biebersteiniana* (Roem. et Schult.) Oganesian, 1981, Бот. журн. 66, 3 : 403. — *C. biebersteiniana* Roem. et Schult. 1819, Syst. Veg. 5 : 147. — *C. rupestris* Bieb. 1808, Fl. Taur-Cauc. 1 : 154, non Smith, 1806. — *C. tridens* Rupr. 1867, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 11 : 175. — *Hemisphaera tridens* (Rupr.) Kolak. 1984, Охр. прир. Груз. 12 : 168. — *Campanula tridentata* f. *typica* Fomin, 1905, Fl. Cauc. Crit. 4, 6 : 47. — *C. tridentata* var. *gracilis* Fomin, 1905, l. c.: 50. — *C. tridentata* var. *barbata* Fomin, 1905. l. c.: 50. — *C. akunchensis* Gussejnov, 1970, Бот. журн. 55, 10 : 1500. — *C. scapifoliosa* Khokhr. in litt.

Описан с Большого Кавказа («In rupestribus alpium caucasicarum»).

Лектотип: (Ан. А. Федоров, in litt.) «Ex Iberia comm. Adam (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК: все районы; ВК: все районы; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион, ?Рион.-Квир.; ЮЗЗ: Месх. (Триалетский хр.); ЦЗ: Карт.-Ю.Ос., Триал.-Н.Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., ?Ширв.

На альпийских коврах, альпийских и субальпийских лугах, в каменистых местах, редко заходит в леса у их верхней границы. В среднем и верхнем горных поясах, (1200) 1800—3100 м над ур. м. Эндемик Большого Кавказа.

C. tridentata subsp. *biebersteiniana* отличается от *C. tridentata* subsp. *tridentata* в основном более крупными размерами всего растения, и в особенности венчика (3—4 см дл. у subsp. *biebersteiniana* и 1, 5—2 (2, 5) см дл. у subsp. *tridentata*), а также более густым и длинным опушением краев зубцов и придатков чашечки, краев листьев. Этих признаков, конечно, недостаточно для выделения вида, тем более что существуют переходные формы. В то же время эти признаки хорошо коррелируют с географическим распространением. *C. tridentata* subsp. *biebersteiniana* распространен по всему Большому Кавказу от верховьев р. Псезуапсе на западе до окр. сел. Конахкенд на востоке, на севере он доходит до окрестностей городов Черкесска и Кисловодска, а на юге — до Триалетского хр., где формы подвида являются переходными, но все-таки более близкими к subsp. *biebersteiniana*. Переходные формы довольно часто попадаются также в восточной части Большого Кавказа, начиная с горы Казбек. К западу от Казбека их совершенно нет. Различия между двумя подвидами определяются экологическими условиями. *C. tridentata* subsp. *biebersteiniana* характерен для влажных областей Большого Кавказа, в более засушливых районах Восточного Кавказа часто появляются формы, сходные с subsp. *tridentata*. На Большом Кавказе вид *C. tridentata* имеет значительно бóльшую высотную амплитуду, чем на Малом Кавказе и Армянском нагорье.

Вид *C. akuschensis* Gussejnov, описанный с восточной окраины ареала *C. tridentata* subsp. *biebersteiniana*: «Дагестан, Акушинский р-н, сел. Гапшима,

на скалах в местечке Гьала Бях, 1780 м, 23 V 1968, Ш. Гусейнов» (holo — LE!), также стоит ближе к subsp. *tridentata* и отличается от него только венчиком, разделенным на лопасти почти до половины. Для окраинной популяции такие различия вполне естественны и входят в пределы варьирования *C. tridentata* subsp. *biebersteiniana*.

Намеченный к опубликованию А. П. Хохряковым вид *Campanula scapifoliosa* Khokhr., согласно рукописному диагнозу автора, близок к *C. tridentata*, *C. biebersteiniana* и *C. akuschensis* и «от всех трех отличается многочисленными листьями на стрелке, собранными в ее верхней трети в виде покрывальца, и менее заметными зубчиками на вершине листа». Тип *C. scapifoliosa*: «Дагестан, Куруш, р. Чахи-Чай, луговой пологий склон северо-восточной экспозиции, 2700—2800 м, 7 VII 1990, Хохряков и Ракитов» (MW!). Листья у типового экземпляра действительно в третьей четверти цветоноса сильно скученные, в остальных же частях стебля листорасположение типичное для *C. tridentata*. Это какая-то частная аномалия, и я отношу *C. scapifoliosa* в синонимы *C. tridentata* subsp. *biebersteiniana*.

13. *C. ciliata* Stev. 1812, Mem. Soc. Nat. Moscou, 3 : 256. — *Hemisphaera ciliata* (Stev.) Kolak. 1984, Охр. прир. Груз. 12 : 163.

Описан из Вост. Кавказа (Кубинского р-на Азербайджана).

Тип: «In rupibus circa Chinalug, Steven» (holo — H?).

ЗК: все районы, кроме Адаг.-Пшиш.; ЦК: все районы; ВК: все районы; ЗЗ: ?Абх., Инг.-Рион (Рача-Лечхуми); ВЗ: Алаз.-Агрич. (сел. Лезе).

На скалах, осыпях, моренах, каменистых лужайках, изредка на субальпийских лугах и альпийских коврах. В среднем и верхнем горных поясах, (1400) 2000—3400 (3800) м над ур. м. Эндемик Большого Кавказа (в основном его северного макросклона).

C. ciliata var. *pontica* Albov, 1894, Bull. Herb. Boiss. 2 : 118 действительно отличается от типовой разновидности по форме листа: розеточные листья ланцетные, зубчато- или острогородчато-железистые, по краю не опушенные (или очень слабо опушенные), однако выделять его в отдельный таксон все-таки не следует. Описан по материалам из Западного Кавказа и Закавказья: «In Abchasia ad rupes calcareas jugi Bzybici prope montem Czipschiram, in valle Hecziguara, circa 2000 m alt.; in Provincia Maris Nigri ad summas rupes montium calcareorum Fischt et Oshten, circa 2700—2750 m alt., 12. Sept.».

14. *C. ledebouriana* Trautv. 1873, Тр. Петерб. бот. сада, 2, 2 : 477. — *Hemisphaera ledebouriana* (Trautv.) Kolak. et Serdjukova, 1984, в: Колак. Охр. прир. Груз. 12 : 166.

Описан из Вост. Турции.

Тип: «Mons Ararat. Lac. Küpgöl, 8 VIII 1871, G. Radde, N 664» (holo — LE!, iso — TGM!, TBI!).

Юго-Зап. Азия: Вост. Турция.

На базальтовых и известняковых скалах, осыпях. В среднем и верхнем горных поясах, 1700—2250 м над ур. м. Эндемик хр. Агри и верховьев р. Аракс.

15. *C. bornmuelleri* Náb. 1926, Publ. Fac. Sci. Univ. (Brno). 70 : 3.

Описан из Вост. Турции.

Лектотип: «Armenia Turc.: Warak Dagh prope Wan, in rupibus Granit, alt. ca. 2650 m, 23.08.1910, Fr. Nábělek N 2143» (SAV!). Два других синтипа Damboldt (1979) отнес к виду *C. karakuschensis* Grossh.

Юго-Зап. Азия: Вост. Турция.

На гранитных и известняковых скалах, осыпях. В верхнем горном поясе, 2350—3500 м над ур. м. Эндемик юго-восточного побережья оз. Ван.

16. *C. pulvinaris* Hausskn. et Bornm. 1905, Mitt. Thuring. Bot. Ver. N. F. 20 : 29.

Описан из Центр. Турции.

Тип: «Cappadocia borealis: in montis Akh-Dagh summo jugo «Karababa», alt. 2200—2350 m s. m., 2 VIII 1889, I. Bornmueller, Pl. Exs. Anatoliae orient. 1889, N 1245» (holo — B!).

Юго-Зап. Азия (Центр. Анатолия).

На скалах в верхнем горном поясе, 2000—2350 м над ур. м.

Известен только с горы Карабаба на хр. Тавр.

17. *C. alpina* Jacg. 1762, Enum. Stirp. Vindob.: 36.

Описан из Вост. Альп.

Тип: «In summis jugis Schneeberg locis gramineis» (W).

a) *C. alpina* subsp. *alpina.*

Центр. Европа (Вост. Альпы, Карпаты).

На скалах и лужайках в альпийском и субальпийском поясах.

b) *C. alpina* subsp. *orbelica* (Pančič) Urum. 1923, Spis. Bălg. Acad. Nauk, 28 : 147. — *C. orbelica* Pančič, 1886, Nov. Elem. Fl. Bulg. : 30.

Описан из Болгарии.

Тип: «In herbidis m. Čeder supra lacus inferiores».

В горах центральной части Балканского п-ов (Средн. и Зап. Стара Планина, Рила, Витоша, Островската планина, Пирин, Зап. и Средн. Родопи, Югославская Македония).

На скалах и лужайках в альпийском поясе.

18. *C. dasyantha* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 147. — *C. pallasiana* Vest. 1819, in Roem. et Schult., Syst. Veg. 5 : 138. — *C. pilosa* Pall. ex Roem. et Schult. 1819, l. c.: 148. — *C. altaica* A. DC. 1830, Monogr. Camp.: 229, non Ledeb. 1824. — *C. redowskyi* Fišch. 1873, Тр. Петерб. бот. сада, 1 : 288, non *C. redowskiana* Cham. et Schlecht. 1829.

Описан из Сибири (Саяны или Забайкалье).

Алтай, Монгольский Алтай, Саяны, Патомское, Северо-Байкальское и Становое нагорья, ?Колымское нагорье, Байкальский, Баргузинский и Яблоновый хребты, хр. Джугджур (Охотское побережье).

В горной тундре, на скалах, осыпях, задерненных щебнистых склонах, лугах, галечниках, зарослях береговой травянисто-кустарниковой растительности, в лиственничных редколесьях. В альпийском, субальпийском и лесных поясах.

19. *C. aldanensis* Fed. et Karav. 1957, Фл. СССР, 24 : 466.

Описан из Сибири.

Тип: «Sibiria, ad districtu Aldanensi, in ripa fluminis Aldan supra ostium confl. Mili, in rimis rupium calcarearum, N 882, 6 VIII 1928, V. Korzhevin» (LE?).

Бассейны рек Алдан, Лена и Олекма в Якутии.

На скалах известняка в лесном поясе.

20. *C. chamissonis* Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 279. — *C. dasyantha* auct. non Bieb.: Cham. 1829, Linnaea, 4 : 37 et auct. mult., p. p. — *C. pilosa* var. *dasyantha* Herder, 1872, Тр. Петерб. бот. сада, 1, 2 : 288, non *C. dasyantha* Bieb.

Описан с Алеутских о-вов (о-в Уналашка).

Тип: «In ins. Unalaschka, Chamisso» (LE?).

П-ов Камчатка, острова Сахалин (юг), Алеутские, Курильские, Японские (Хоккайдо и Хондо — сев.).

На скалах, щебнистых и песчаных склонах, в верещатниках. В верхнем поясе, но может спускаться и до приморской полосы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляев А. А. Анатомия семян некоторых представителей семейства *Campanulaceae* // Бот. журн. 1984а. Т. 69. № 5. С. 585—594. — *Беляев А. А.* Ультраструктура поверхности и некоторые морфологические характеристики семян представителей семейства *Campanulaceae* // Бот. журн. 1984б. Т. 69. № 7. С. 890—898. — *Беляев А. А.* Новые данные об анатомическом строении семенной кожуры и ультраструктуре поверхности семян двух представителей рода *Pentaphragma (Campanulaceae)* // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 7. С. 955—957. — *Беляев А. А.* Особенности анатомии и ультраструктуры поверхности семенной кожуры отдельных представителей критических родов семейства *Campanulaceae* // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1371—1375. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Высокогорная* флора Станового нагорья. Новосибирск: Наука, 1972. 272 с. — *Гребенщиков О. С.* О растительности высокогорья Югославской (Вардарской) Македонии // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 5. С. 104—114. — *Гриневецкий Б. Б.* Результаты двух ботанических путешествий на Кавказе в 1900 и 1901 г. Юрьев, 1903. 134 с. — *Гроссгейм А. А.* Новые виды кавказской флоры // Тр. Азерб. отд. Закавк. фил. АН СССР. Сект. бот. Баку, 1993. Т. 1. С. 50—65. — *Гудкова И. Я.* Серологическое исследование семейства *Campanulaceae* Juss.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990. 24 с. — *Колаковский А. А.* Ложноколокольчик — новый монотипный род с известняков Колхиды // Сообщ. АН ГССР. 1980. Т. 97. № 2. С. 413—416. — *Колаковский А. А.* Гемисфера — новый высокогорно-кавказский род колокольчиковых // Охрана природы Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1984. Вып. 12. С. 157—171. — *Колаковский А. А.* Типы плодов у колокольчиковых (*Campanulaceae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 1. С. 3—11. — *Колаковский А. А.* Колокольчиковые Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1991. 175 с. — *Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та и Бот. секции Томск. о-ва исп. прир., 1949. Вып. 11 (*Campanulaceae* — *Compositae*). С. 2635—3070. — *Малеев В. П.* О распространении колхидских элементов на северном склоне Западного Кавказа // Изв. Гос. геогр. о-ва. 1939. Т. 71. Вып. 6. С. 844—855. — *Меницкий Ю. Л.* Обзор видов рода *Thymus* L. (*Lamiaceae*) флоры Кавказа // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 117—142. — *Меницкий Ю. Л.* Проект «Конспекта флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1522. — *Оганесян М. Э.* Роды *Campanula* L. и *Symphyandra* A. DC. в Южном Закавказье // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 3. С. 399—408. — *Оганесян М. Э.* Систематика представителей родов *Campanula* L. и *Symphyandra* A. DC. Южного Закавказья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1982. 26 с. — *Оганесян М. Э.* Особенности строения семян родов *Campanula* и *Symphyandra* (*Campanulaceae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 7. С. 947—955. — *Оганесян М. Э.* О виде *Theodorovia karakuschensis* (Grossh.) Kolak. (= *Campanula karakuschensis* Grossh.) // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. Ереван: Изд-во АН Армении, 1991. Вып. 13. С. 34—46. — *Определитель* высших растений Сахалина и Курильских островов. Л.: Наука, 1974. 372 с. — *Попов М. Г.* Флора Средней Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 2. С. 559—918. — *Ревушкин А. С.* Высокогорная флора Алтая. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1988. 320 с. — *Сердюкова Л. Б.* Изучение морфологии семян видов рода *Hemisphaera* Kolak. // Интродукция растений и зеленое строительство. Тбилиси: Мецниереба, 1985. Т. 16 (85). С. 116—119. — *Стоянов Н., Стефанов Б., Китанов Б.* Флора на България. 4-е изд. София, 1967. Т. 2. С. 569—1326. — *Федоров Ан. А. Campanulaceae* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 24. С. 126—450. — *Флора* Грузии (на груз. яз.). 2-е изд. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1975. 278 с. — Флора Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. Т. 2. С. 539—1048. — *Фомин А. В. Campanulaceae* // Н. Кузнецов, Н. Буш, А. Фомин. Материалы для флоры Кавказа. Юрьев, 1903—1907. Т. 4. Вып. 6. С. 6—157, III—XVIII. — *Харадзе А. Л.* Опыт систематики кавказских видов рода *Campanula* L. секции *Medium* A. DC. // Зам. по сист. и геогр. раст. Тбилисск. бот. ин-та. 1949. Вып. 15. С. 14—33. — *Харадзе А. Л.* Род *Campanula* L. s. l. на Кавказе (конспект) // Зам. по сист. и геогр. раст. Тбилисск. бот. ин-та. 1976. Вып. 32. С. 46—56. — *Хохряков А. П.* Анализ флоры Колымского нагорья. М.: Наука, 1989. 153 с. — *Хромосомные* числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 927 с. — *Числа* хромосом цветковых растений флоры СССР. Л.: Наука, 1990. 509 с. — *Boissier E.* Flora Orientalis. Vol. 3. Genevae; Basileae, 1875. 1033 p. — *Damboldt J.* Campanulaceae // Elora of Turkey. Edinburgh: Edinb. Univ. Press, 1979. Vol. 6. P. 2—89. — *Fedorov An. A. Campanulaceae* // Flora Europaea. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1976. Vol. 4. P. 78—89. — *Gadella Th. W. J.* Some notes on the delimitation of genera in the *Campanulaceae*. 1, 2 // Proc. Roy. Neth. Acad. Sci. 1966. Ser. 6. Vol. 69. N 4. P. 502—521.

— *Hayek A.* Prodromus Florae Peninsulae Balkanicae // Feddes Repert. 1930. Bd 30. H. 2. Lief. 4. S. 521—565. — *Hegi G., Merxmüller H.* Alpenflora. Berlin; Hamburg: Verlag Paul Parey, 1976. 158 S. — *Index* to Plant Chromosome Numbers for 1973—1974. Utrecht; Bonn: Scheltema et Holkema, 1977. 257 p. — *Index* to plant chromosome numbers 1975—1978. St.-Louis: Miss. Bot. Gard., 1981. 553 p. — *Index* to plant chromosome numbers 1979—1981. St.-Louis: Miss. Bot. Gard., 1984. 427 p. — *Med-Checklist.* 2 ed. Vol. 1. Geneve, 1984. 330 p. — *Rechinger K. H., Schimann-Czeika H. Campanulaceae* // Flora Iranica. Graz: Akad. Druck.-u. Verlagsanstalt, 1965. H. 13. S. 1—51. — *Shetler S. G.* A checklist and key to the species of *Campanula* native or commonly naturalised in North America // Rhodora. 1963. Vol. 65. N 764. P. 319—337. — *Shetler S. G., Morin N. R.* Seed morphology in North American *Campanulaceae* // Ann. Miss. Bot. Gard. 1986. Vol. 73. N 4. P. 653—688. — *Thulin M.* The genus *Wahlenbergia* s. l. (*Campanulaceae*) in tropical Africa and Madagascar // Acta Univ. Upsal. 1975. Vol. 21. N 1. P. 1—223.

Институт ботаники АН Армении
Ереван

Получено 7 IX 1992

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.662

М. Н. Ломоносова, А. А. Красников

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CHENOPODIACEAE*

M. N. LOMONOSOVA, A. A. KRASNIKOV. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME MEMBERS OF THE *CHENOPODIACEAE*

Agriohyllum squarrosum (L.) Moq.,* **2n = 18**. Тувинская АССР: Эрзинский р-н, с. Эрзин, 1989 г., Ломоносова, Жданова; там же, оз. Тере-Холь, 1989 г.,[1] Ломоносова, Жданова.

Anabasis brevifolia C.A. Mey.,* **2n = 18**. Алтай, окр. пос. Кош-Агач, 1990 г., Ломоносова, Красников.

Axyris amaranthoides L., **2n = 18**. Алтайский край, Благовещенский р-н, пос. Шимолино, 1988 г., Ломоносова, Жданова; Новосибирская обл., Тогучинский р-н, с. Степно-Гутово, 1987 г., Ломоносова, Красников.

A. hybrida L., **2n = 18**. Красноярский край, Ужурский р-н, оз. Учум, 1989 г., Ломоносова, Жданова; Тувинская АССР, оз. Хадын, 1989 г., Ломоносова, Жданова.

A. prostrata L.,* **2n = 36**. Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Тархатта, 1990 г., Ломоносова, Красников.

Bassia dasyphylla (Fisch. et Mey.) O. Kuntze, **2n = 18**. Тувинская АССР, Кызыльский р-н, между озерами Чедер и Хадын, 1989 г., Ломоносова, Жданова.

Ceratocarpus arenarius L., **2n = 18**. Алтай, пос. Кош-Агач, 1990 г., Ломоносова.

Ceratoides papposa Botsch. et Ikonn., **2n = 36**. Алтай, пос. Кош-Агач, 1990 г., Ломоносова.

Corispermum bardunovii M. Popov ex Lomonosova,* **2n = 18**. Тувинская АССР, Эрзинский р-н, дорога на Самагалтай, 1989 г., Ломоносова, Жданова.

Kalidium foliatum (Pall.) Mog.,* **2n = 18**. Тувинская АССР: Пий-Хемский р-н, оз. Белое, 1989 г., Ломоносова, Жданова; Кызыльский р-н, оз. Чедер, 1989 г., Ломоносова, Жданова.

Kochia angustifolia (Turcz.) Peschkova,* **2n = 18**. Тувинская АССР, Эрзинский р-н, долина р. Тес-Хем, 1989 г., Ломоносова, Жданова.

K. densiflora Turcz., **2n = 18**. Новосибирская обл., Карасукский р-н, с. Троицкое, 1986 г., Ломоносова, Миронова; Тувинская АССР, г. Кызыл, 1989 г., Ломоносова.

K. prostrata (L.) Schrad., **2n = 18**. Тувинская АССР: Тес-Хемский р-н, с. О-Шынаа, 1989 г., Ломоносова, Жданова; Эрзинский р-н, оз. Тере-Холь, 1989 г., Ломоносова, Жданова; там же, оз. Бай-Холь, 1989 г., Ломоносова, Жданова.

---

[1] Звездочкой отмечены числа хромосом, определенные впервые.

K. scoparia (L.) Schrad., **2n = 18**. Омская обл., Марьяновский р-н, пос. Марьяновка, 1989 г., Ломоносова, Жданова.

Salicornia europaea L., **2n = 18**. Красноярский край, Боградский р-н, совхоз Борец, 1989 г., Ломоносова, Жданова; Тувинская АССР, Эрзинский р-н, оз. Бай-Холь, 1989 г., Ломоносова, Шауло.

Salsola collina Pall., **2n = 18**. Красноярский край, Боградский р-н, совхоз Борец, 1989 г., Ломоносова.

Suaeda corniculata (C.A. Mey.) Bunge s. str.,* **2n = 36**. Новосибирская обл., Карасукский р-н, оз. Горькое, 1986 г., Ломоносова, Миронова.

S. corniculata subsp. *erecta* (Bunge) Lomonosova,* **2n = 90**. Новосибирская обл., Карасукский р-н, с. Троицкое, 1986 г., Ломоносова; Алтайский край: Михайловский р-н, пос. Малиновое озеро, 1988 г., Ломоносова, Жданова; Благовещенский р-н, пос. Шимолино, 1988 г., Ломоносова, Жданова.

S. kossinskyi Iljin,* **2n = 72**. Тувинская АССР: Тес-Хемский р-н, с. О-Шынаа, 1989 г., Ломоносова, Жданова; Кызыльский р-н, оз. Чедер, 1989 г., Ломоносова, Жданова.

S. linifolia Pall.,* **2n = 18**. Алтайский край. Благовещенский р-н, пос. Шимолино, 1988 г., Ломоносова, Жданова.

S. prostrata Pall., **2n = 54**. Новосибирская обл., Здвинский р-н, с. Малышево, 1986 г., Ломоносова, Миронова.

Образцы растений хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, Новосибирск (NS).

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

Получено 3 I 1993

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941:002.01:58(23.0)

Revue d'Ecologie Alpine. Grenoble, 1991. T. 1. 98 p. (Журнал «Экология Альп». 1991)

T. K. YURKOVSKAYA. (*A REVIEW*). THE JOURNAL OF «ECOLOGY OF THE ALPS». 1991

Вышел в свет новый журнал «Экология Альп» (Revue d'Ecologie Alpine), издаваемый Лабораторией биологии Альп Университета им. И. Фурье в Гренобле, Франция. Его научную редакцию осуществляют известные биологи не только Франции, но и ряда других стран Европы (Швейцарии, Италии, Австрии, Норвегии).

Журнал открыт для всех авторов, изучающих проблемы экологии и биологии высокогорий и пишущих на одном из 5 языков: французском, английском, немецком, итальянском, испанском.

Университет им. И. Фурье стал европейским полюсом развития междисциплинарных научных исследований. Поэтому журнал открывает широкий простор различным научным дисциплинам и синтетическим экологическим исследованиям, касающимся биологии растений и животных, но при одном условии, что во всех случаях речь будет идти о горах.

Редакция называет следующие основные проблемы, которые предполагает освещать на страницах журнала: биоклиматические характеристики и почвы разных высотных уровней; экофизиология и генэкологические адаптации; исторические реконструкции и реакции наземных и водных биологических систем в связи с климатическими изменениями и антропогенными воздействиями; проблемы прикладной экологии: управление биологическими системами, их защита и продуктивность.

Содержание 1-го тома отражает ту широту направлений в изучении биологии и экологии высокогорий, которая декларируется редакцией. Не вдаваясь в анализ всех статей, так как темы некоторых из них выходят за рамки интересов читателей Ботанического журнала, мы, однако, перечислим их названия.

Открывается журнал статьей итальянских зоологов T. Mingozzi, P. Brandmayr «Картографическая оценка фаунистических ресурсов: на примере орнитологических ценозов одной альпийской долины». В этой статье интересны методическая часть, общность многих процедур, а также математических расчетов, используемых как зоологами, так и ботаниками.

Следующая статья написана сотрудниками Лаборатории, издающей журнал, и представляет для ботаников, особенно ботаников-географов, наибольший интерес: G. Pautou, G. Cadel, J. Girel «Бассейн в окрестностях городка Уасан, фитогеографический перекресток Альп». Эта статья интересна как по своему содержанию, так и по методическим подходам.

Рассматриваемая территория представляет собой 20-километровый экотон между внутренними и внешними (окраинными) Альпами. Она занимает особое положение в центре дофинских Альп, располагаясь между регионами с крайними

экологическими условиями. На западе от нее находится массив Шартрёз с наиболее влажным климатом в Предальпах, а на востоке — Бриансонн, который является полюсом сухости во всей альпийской дуге. Позиция, которую занимает этот бассейн, примечательна еще и тем, что это перекресток путей миграции — с одной стороны северных и южных, с другой — западных и континентальных, чем объясняются совместное сосуществование разнообразных физиономических типов и биоценотическое разнообразие.

Поэтому авторы довольно подробно рассматривают различные градиенты среды (осадки, температуры, почвы). Далее анализируют флору бассейна, наиболее подробно останавливаясь лишь на древесных видах, ибо здесь, по утверждению авторов, встречаются все виды деревьев. Конечно, под словом «все» подразумеваются виды, встречающиеся в пределах Альп. Тем не менее действительно поражает то, что на такой небольшой территории уживается 16 лесообразующих пород, не считая кустарников. В этом разделе приводятся карты распространения некоторых из них и дается характеристика местообитаний, местонахождений и ценотических связей для каждого вида.

Особый интерес для геоботаников и, в частности, для картографов представляет интерпретация данных о пространственной структуре растительного покрова. Она базируется на двух подходах — фитоэкологическом (корреляция с климатическими, почвенными и флористическими параметрами) и картографическом (съемкой в М 1 : 25 000). Карты позволяют не только оценить площади, занимаемые каждой единицей в пространстве, но и понять, как организуются и сочетаются растительные сообщества в пространстве в связи с изменением физических и ботанических параметров с запада на восток и снизу вверх (индивидуализация топоэкологических рядов).

Специальный раздел посвящен продуктивности растительных сообществ на примере пихтарников. Далее следует анализ биогеографических данных, сопровождающийся анализом серий растительности и фитогеографического районирования дофинских Альп. В заключение авторы статьи подчеркивают, что одним из фундаментальных результатов их исследования было установление того факта, что этот бассейн — не уникальный случай, а модель, которая годится для большей части северо-западных Альп. Мы же отметим, что наиболее интересны и общезначимы в этой статье методические подходы, логика анализа и форма подачи материала.

Следующая работа, написанная G. Belandria, J. Asta, J.P. Garrec, посвящена анализу содержания флюорина в лишайниках, обитающих в одной из альпийских долин (в период 1975—1985 гг.). Поскольку многие наши исследователи занимаются проблемами лихеноиндикации атмосферного загрязнения, материал, методика, изложенные в этой статье, и сами виды, изучаемые и нашими специалистами, несомненно, заинтересуют многих. В статье рассматриваются такие вопросы, как зависимость степени загрязнения от расстояния до источника загрязнения и от направления ветров, соотношение концентрации загрязнителей в почве и растениях и т. д.

Следующая статья, написанная R. Michalet, посвящена новому биоклиматическому анализу Средиземья на примере Северного Марокко. Автор модифицирует предложенную ранее Гамсом (Gams, 1932) [1] климатическую формулу таким образом, чтобы ее можно было применять на всех высотах, затем картирует этот показатель в 6 регионах Северного Марокко. Следующий этап работы — построение климадиаграмм на основании 3 измерений (высота, модифицированный показатель Гамса и биоклимат по Emberger, 1930). Эти климадиаграммы построены автором также для 6 регионов Марокко. В заключение автор оста-

[1] Работы, цитируемые в рецензируемой книге, в списке литературы к данной статье не приводятся.

навливается на биологическом значении проделанной работы, позволяющей не только раскрыть вариации поясов растительности, но и уточнить границы этих поясов. Большой самостоятельный интерес представляет графический материал этой статьи, как и предыдущей, например ареалы основных лесных или степных видов в пределах определенной климадиаграммы. Методика их составления в какой-то мере перекликается с методикой экологической оценки видов, предложенной у нас В. Д. Лопатиным (1980) [2] для лугов.

Последнюю статью этого тома написал один из соавторов наиболее подробно рассмотренной мною второй статьи J. Girel. Она называется «Древнее и современное землеустройство. Пример экологии речного коридора: реки Лейсса в бассейне Шамберье (Савойя, Франция)». Эта работа посвящена проблеме экологии ландшафта. В ней сделан акцент на оригинальности растительности, эволюция которой во многом обязана человеческой деятельности. Подчеркивается необходимость учета динамичности системы перед каждым новым землеустройством. Показано, что изучение экологии в прошлом может дать много информации, ценной для настоящего. Автор также утверждает, что без исторического подхода многие особенности среды останутся необъяснимыми. Несмотря на явно географический профиль статьи, она, несомненно, будет интересна геоботаникам, изучающим растительность пойм и долин рек.

В приложении к тому имеются еще 2 цветные карты. «Карта лесных насаждений бассейна у городка Уасан» (М 1 : 25 000) составлена авторами второй статьи и иллюстрирует ее. «Карта климатических регионов Северного Марокко» составлена R. Michalet и I.-P. Guichard и является иллюстрацией к статье R. Michalet, как и цветная климадиаграмма, характеризующая высотные биоклиматические градиенты в различных регионах Северного Марокко.

Том заканчивается библиографическим обзором ряда крупных монографий и карт, опубликованных в 1988—1990 гг. Краткий анализ публикаций, проведенный известным французским ботаником, членом Академии профессором Лаборатории биологии Альп P. Ozenda, — достойное завершение журнала.

Новое издание, предпринятое Лабораторией биологии Альп Гренобльского университета, несомненно, найдет среди российских ботаников многочисленных читателей и авторов.

Т. К. Юрковская

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 2 IV 1992

УДК 019.941 : 002.01 : 581.55

А. А. Маслов. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. — М.: Наука, 1990. 152 с.

Ya. L. PAAL. *MASLOV A. A.* THE QUANTITATIVE ANALYSIS OF THE STRUCTURE OF THE FOREST COMMUNITIES. 1990

Проблема горизонтальной структуры наряду с классификацией, а в последние десятилетия и с динамикой является одной из центральных проблем в исследовании растительности. Несмотря на сотни работ, в которых изучаются вопросы сопряженности видов, разные аспекты их распределения или мозаичности растительного покрова на разных уровнях организации, интерес к этой области геоботаники не уменьшился. Это свидетельствует, несомненно, о сложности

---

[2] *Лопатин В. Д.* Некоторые вопросы методики биогеоценологического изучения лугов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 1. С. 91—94.

горизонтальной структуры растительности и о том, что ее закономерности выявляются только в результате большого упорного труда исследователей. Рецензируемая книга в этом отношении — хороший пример.

Приступая к рассмотрению монографии А. А. Маслова, необходимо прежде всего отметить хорошо обдуманный автором план всей серии проведенных им исследований, а также тщательность анализа отдельных вопросов.

Первая глава посвящена теоретическому обоснованию общего плана исследований. Из многочисленных методов анализа автор выбирает такой, при котором учитывались бы задачи общего фитоценотического мониторинга и разработанное им программное обеспечение для количественной обработки данных.

Во второй главе обсуждаются методы сбора первичных данных и алгоритмы количественного анализа. Самым критическим моментом здесь, как указывает и сам автор, является выбор исходных размеров учетных площадок. Принимая во внимание технические трудности при работе с площадками слишком маленьких размеров, а также то обстоятельство, что в лесах размер этот меньше масштаба самых мелких многовидовых мозаик (с. 17), при анализе непочвенного покрова автор отдает предпочтение площадкам 0.2 × 0.2 м. В общих чертах это верно, однако остается некоторое сомнение: известно, например, что виды мохово-лишайникового яруса, в частности, образуют скопления гораздо меньших размеров (Yarranton, 1966; During, van Tooren, 1988). Таким образом, при использовании площадок величиной 0.2 × 0.2 м сохраняется опасность упущения некоторых еще более мелких уровней мозаичности, и в итоге, несмотря на огромную работу, вполне возможно наложение структуры на данные вместо нахождения их структуры (Дуда, Харт, 1976 : 255). По-видимому, более объективным было бы начать подобные дескриптивные исследования на абсолютно элементарном уровне сопряженности между видами, используя в этих целях какие-то методы из семейства «ближайшего соседа».

Относительно учета видов на площадках можно согласиться с автором, что при определении участия вида локальная встречаемость — более информативный показатель, чем просто присутствие. Оправдано также исключение из обработки редких и повсеместно отмеченных видов, обусловливающих в результатах обработки «шумовой фон». «Опорными столбами» статистической обработки собранных данных в настоящей работе являются метод последовательного увеличения размеров учетных площадок и метод главных компонент.

В третьей главе приведены характеристики района исследований и изученных растительных сообществ. Полевые работы проводили в Московской обл., в центральной части Русской равнины. На разных заповедных участках были проанализированы 9 постоянных пробных площадей, представляющих собой типичные для региона лесные фитоценозы — от сосняка-зеленомошника до липоельника волосистоосокового и ельника сфагнового. С одной стороны, такой широкий экологический диапазон исследуемых сообществ позволил на основе их сравнительного анализа получить ряд интересных выводов и расширить пределы их экстраполяции. С другой стороны, так как каждый тип сообществ представлен в выборке однократно, возникает вопрос, насколько устойчивыми или стохастическими можно считать выявленные характеристики для того или иного типа растительности? Поэтому думается, что выводы монографии оказались бы более фундаментальными, если бы по крайней мере в рамках некоторых (зональных) типов был приведен параллельный анализ нескольких фитоценозов. Это можно было сделать хотя бы за счет некоторого сокращения экологического диапазона выборки, оставляя общее число пробных площадей таким же.

С четвертой главы начинается анализ конкретных результатов проведенных исследований. Первым рассматривается вопрос о горизонтальной структуре ценопопуляции отдельных видов. Для этого используется известный метод итераций. Автор при этом дополняет предложенные П. В. Терентьевым (1964) критические

доверительные оценки для установления типа распределения: на эмпирической основе постулирует критические значения для определения слабоконтагиозного, контагиозного и сильноконтагиозного распределений. Эти оценки, несмотря на отсутствие корректной математической обоснованности, помогают интерпретировать полученные результаты более содержательно.

Сомнение вызывает уверенность автора в том, что, например, «ель в сосняке-зеленомошнике явно имеет тенденцию формировать куртины размером более 2—5 м» (с. 43). Значение соответствующих t-критериев лишь —0.01 (при размере площадок 1 × 1 м), —0.65 (2 × 2 м) и —0.65 (5 × 5 м). Как уже было указано, согласно Терентьеву, значения t-критерия в интервале $-2 < t < +2$ характеризуют случайное распределение. Поэтому вряд ли можно «заметить слабую тенденцию к регулярности» для ели в ельнике-черничнике на основе значений t-критерия —0.10, 0.23 и 0.12. Позже и сам автор сомневается в закономерности полученных результатов (с. 49).

В разделе 4.3, где для установления размеров пятен видов нижних ярусов применяется блок-метод П. Грейг-Смита, никаких цифровых или графических результатов не приводится, и приходится верить автору на слово. Достоинства и недостатки блок-метода хорошо известны, и в монографии отношение к нему тоже довольно осторожное. Тем не менее это не мешает автору на основе данного анализа, например, утверждать, что в сосняке сфагновом «при определении характерных размеров пятен оказалось, что 4 вида формируют скопления размером в 6 м^2 и 5 видов — скопления размером 17 м^2» (с. 51—56). В данном случае трудно считать вывод хорошо аргументированным.

Интересные результаты приведены в четвертой главе относительно сравнения характера размещения одних и тех же видов в разных сообществах. Доказывается, что мозаика размещения может существенно меняться в зависимости от условий местопроизрастания.

В пятой главе излагаются итоги анализа определения характерных размеров мозаик и пространственной организованности сообществ. Средние диаметры мозаик устанавливаются на основе графика, отражающего изменение вклада осей главных компонент с увеличением размера учетных площадок. За исходное положение принят тезис о том, что при отсутствии в сообществе повторяющихся мозаик определенных размеров вклад всех трех первых осей должен монотонно возрастать, что связано с уменьшением роли случайных факторов при увеличении размеров площадок (Василевич, 1983). Если же такие мозаики в сообществе существуют, то на графике должны наблюдаться горизонтальные участки или локальные пики. Для всех рассмотренных сообществ приведены соответствующие графики, на которых указываются предполагаемые значения масштаба неоднородности, или, иными словами, средние размеры мозаик напочвенного покрова.

Такой количественный метод анализа мозаичности растительности — один из самых действенных среди разработанных, однако и он далеко не всегда позволяет получить однозначно интерпретируемые результаты. Так, например, для сосняка-долгомошника первое критическое значение — средний диаметр мозаики — на графике должен находиться на уровне 0.8 вместо уровня 1.0, указанного автором; в средней части этого же графика указано значение 4.0 вместо 5.0. Такие ошибки можно найти и на других графиках. Содержательное установление значений критических уровней мозаичности, невзирая на мощность применяемого математического аппарата, остается до сих пор отчасти «делом искусства», зависящим, кроме прочего, и от ряда трудно формализуемых моментов. Считать при этом, что использованный в данной работе метод позволяет строго объективизовать определение размеров учетных площадок (с. 69) для дальнейшего анализа, не совсем обоснованно. Несколько позже автор говорит, что «сами „уровни мозаичности“ выделяются в данных сообществах весьма условно» (с. 93, 100). Очевидно, если для анализа этих же данных применять какие-то другие ал-

горитмы, то результаты могут в ряде случаев заметно отличаться от приведенных в монографии.

Содержательным и перспективным следует считать предложенный в книге показатель пространственной организованности растительного покрова, вычисляемый как соотношение вкладов первой оси главных компонент в реальном и теоретическом сообществах. На основе данного показателя в монографии получены оригинальные результаты, свидетельствующие о том, как пространственная организованность растительности меняется в зависимости от масштаба анализа (величины учетной площадки).

Шестая глава посвящена выделению и характеристике групп сопряженных видов. Автор разделяет взаимоотношения между видами в зависимости от масштаба их проявления на внутри- и межценотические. На основе анализа сопряженности видов на разных уровнях мозаичности получено немало новой информации об экологии отдельных видов и взаимоотношениях между ними. Показано, что существуют как группы видов (например, черники, брусники, багульника), сохраняющие высокую целостность на любом пространственном уровне, так и виды (например, *Luzula pilosa* и др.), которые занимают в разных сообществах сильно различающиеся экологические ниши, ассоциируясь с совершенно разными видами. Кроме того, можно выделить еще и виды, приуроченные в разных сообществах к одной и той же, но заметно специфической нише (например, *Dicranum scoparium* и др.).

При рассмотрении данной главы следует несколько критически отнестись к выделению групп сопряженных видов просто на основе их ординации в пространстве двух первых компонент. Такой подход довольно часто используется, но с учетом того, что в настоящей работе строгое установление групп сопряженных видов имеет очень важное значение, следовало бы провести это более строго, применяя, например, кластерный анализ или проверяя обоснованность выделенных групп при помощи дисперсионного анализа.

В седьмой главе анализируется взаимосвязь экологических факторов и мозаичности растительности. Для этого автор предлагает новый способ экологической идентификации осей ординации: между средневзвешенными экологическими оценками видов (по балльным шкалам Г. Элленберга и Э. Ландольта) и их факторными нагрузками на оси главных компонент рассчитывают коэффициенты ранговой корреляции Спирмена. В итоге получены очень интересные результаты о значимости влияния ведущих экологических факторов на мозаичность растительности во всех исследованных сообществах и на разных уровнях их пространственной неоднородности. Доказывается применимость экологических шкал, разработанных в условиях Германии и Швейцарии, для анализа растительности Московской обл. Автор приходит к выводу, что в большинстве типов исследованных ельников важнейшую роль в детерминации мозаичности играют обеспеченность растений азотом и pH почвы, а в сосняках — влажность и содержание гумуса в верхней части почвы.

Последняя, восьмая глава посвящена анализу влияния фитогенных полей деревьев, подроста и кустов на структуру напочвенного покрова. Указано, что во всех сообществах при любом масштабе неоднородности именно деревья-эдификаторы определяют в основном структуру мозаичности травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Наряду с этим уже довольно хорошо известным фактом более интересными оказываются попытки учета эдификаторного влияния видов самих нижних ярусов. К сожалению, при обсуждении этого вопроса в книгу не включено никаких цифровых данных.

В заключение критического обзора монографии А. А. Маслова следует отметить, что если до сих пор, как правило, в монографиях, посвященных горизонтальной структуре растительности, превалировали либо общетеоретические рассуждения, либо чисто методические вопросы или же упор был сделан на описание конкретных данных, то настоящая книга очень интересна

во всех указанных аспектах. В ней имеется полный обзор современных методов количественного анализа данных; автор превосходно ориентируется в сложных нюансах теории и на основе многосторонней обработки большого массива полевых данных приводит целый ряд оригинальных выводов.

Считаю, что подробное ознакомление с монографией А. А. Маслова полезно для всех фитоценологов, интересующихся современной теорией и методологией анализа структуры растительности. В связи с этим приходится сожалеть о том, что в книге отсутствуют дублирование заглавий таблиц и названий рисунков, а также обширное резюме на английском языке, тем более что основные методические положения монографии в иностранной печати уже опубликованы (Maslov, 1989, 1990).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 247 с. — *Дуда Р., Харт П.* Распознавание образцов и анализ сцен. М.: Мир, 1976. 511 с. — *Терентьев П. В.* Применение метода итераций в количественном учете животных // Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. Т. 3. С. 105—110. — *During H. J., van Tooren B. F.* Pattern and dynamics in the bryophyte layer of a chalk grassland // Diversity and pattern in plant communities. The Hague: SPB Acad. Publ., 1988. P. 195—208. — *Maslov A. A.* Small-scale patterns of forest plants and environmental heterogenity // Vegetatio. 1989. Vol. 84. N 1. P. 1—7. — *Maslov A. A.* Multi-scaled and multi-species pattern analysis in boreal forest communities // Spatial process in plant communities. Praha: Academia, 1990. P. 83—88. — *Yarranton G. A.* A plotless method of sampling vegetation //J. Ecology. 1966. Vol. 54. N 1. P. 229—237.

Я. Л. Пааль

Институт зоологии и ботаники АН Эстонии
Тарту

Получено 16 IV 1991

ХРОНИКА

УДК 378 (=61) : 58

МЕЖДУНАРОДНЫЕ ДИПЛОМНЫЕ КУРСЫ ПО МЕТОДИКЕ ГЕРБАРНОЙ РАБОТЫ (КОРОЛЕВСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД В КЬЮ, ИЮНЬ—ИЮЛЬ, 1991 г.)

D. V. GELTMAN. INTERNATIONAL DIPLOMA COURSE IN HERBARIUM TECHNIQUE (ROYAL BOTANIC GARDENS, KEW, JUNE—JULY, 1991)

Гербарий Королевского ботанического сада в Кью (Великобритания) по праву считается одним из ведущих в мире. Не удивительно, что он постоянно получает просьбы о проведении стажировок специалистов из различных стран (прежде всего находящихся в тропиках, так как Гербарий Кью ориентирован на работу преимущественно с тропической флорой) для приобретения знаний и навыков в гербарной работе. Чтобы как-то упорядочить эту сферу своей активности, в 1987 г. в Кью возникла идея проведения ежегодных Международных дипломных курсов по методике гербарной работы (International diploma course in herbarium technique).

Автор настоящей статьи принял участие в четвертых курсах, которые состоялись в течение 8 недель летом 1991 г. Всего на них обучались 9 человек, представлявших, кроме СССР (тогда еще существовавшего), следующие страны: Бруней, Камерун, Малайзию, Мальту, Мексику, Нигерию, Острова Кука и Папуа—Новую Гвинею.

Курсы были рассчитаны в первую очередь на технический состав гербарных работников и на тех, кто их обучает. Основной целью была подготовка в области собственно гербарной работы; особенности научной работы в гербариях программой курсов затронуты не были.

Перед организаторами курсов стояла сложная задача — сделать курсы интересными и полезными для учащихся, которые прибыли из разных стран, представляли разные культуры и очень различались по уровню общеобразовательной подготовки и опыту гербарной работы. Тем не менее курсы были построены так, что оказались полезными для всех, по крайней мере о себе я могу сказать это с полной уверенностью.

Программу курсов (полностью она приведена в конце статьи) можно подразделить на следующие основные блоки.

1. Гербарий как учреждение и его материальная база: гербарные здания и выбор места для них, расположение материала, борьба с насекомыми-вредителями, шкафы, вспомогательные коллекции, гербарный обмен.
2. Гербарный образец: сбор, сушка, оформление, монтировка, инсерация.
3. Различные аспекты ботаники по их отношению к гербарию, например: охрана природы и гербарий; экономическая ботаника и гербарий; компьютеры и гербарий; фотографирование гербарных образцов, а также растений в полевых условиях.
4. Краткий элементарный курс морфологии растений и обзор некоторых важнейших семейств покрытосеменных растений, папоротников и грибов опять-таки с обращением особого внимания на применение получаемых знаний в технической гербарной работе.

Курсы включали в себя лекции, практические занятия и семинары (workshops). Их содержание в основном было отражено в учебнике (The Herbarium Handbook / Ed. by L. Forman, D. Bridson. Kew: Royal Botanic Gardens, 1982. 214 p.), который имелся у каждого слушателя. Кроме того, в качестве пособия использовались книга C. Jeffrey «An introduction to plant taxonomy» (2 ed. Cambridge: Univ. Press, 1982, 154 p.) и различные вспомогательные методические материалы.

Слушатели имели возможность ознакомиться с Гербарием и другими подразделениями Королевского ботанического сада в Кью: собственно садом, коллекцией материалов по прикладной ботанике, лабораторией Джодрелла, филиалом в Wakehust Place, где расположен банк семян. Кроме того, были организованы экскурсии в гербарии Британского музея (Музея

естественной истории), университетов Рединга и Оксфорда (в последнем также с посещением ботанического сада), в Международный микологический институт, а также полевая экскурсия в частный природный резерват Bix Bottom.

Кроме участия в лекциях, семинарах и практических занятиях, каждый слушатель в свободное время должен был выполнить нечто вроде «курсовых работ» (assignments). Первая состояла в том, чтобы описать свой Гербарий: к какой категории его можно отнести, как в нем осуществляются различные виды работ, можно ли внести улучшения. Вторая работа была более интересной. Все слушатели получили карту и описание вымышленного государства «Счастливые Острова» (Fortunate Isles), расположенного на архипелаге к северу от Мадагаскара. Правительство этой страны выделило средства на строительство нового национального гербария. Необходимо было выбрать и пометить на карте новое место для его строительства, учитывая ряд факторов (близость к столице, которая, однако, подвержена затоплению; связь с охраняемой природной территорией, которая будет входить в состав нового научного комплекса; удаленность от аэропорта и гаваней, связывающих наиболее крупный остров с внешним миром и другими островами архипелага, и др.), указать, с какими гербариями других стран будет налажен обмен, какова будет активность гербария (число поступлений, дублетов), а также разметить на прилагаемом плане назначение помещений гербария и их оборудование.

Итоговые знания слушателей оценивались по результатам двух письменных экзаменов. Каждый из них состоял из 70—80 вопросов с 4 вариантами ответов, из которых надо было выбрать один правильный. Каждый верный ответ имел определенную «ценность» (в %), «проходной балл» составлял 65—70%. Были оценены также «курсовые работы» и практические занятия по сбору, прессовке и сушке растений, а также по монтировке и подготовке к ней.

В конце обучения слушатели могли выбрать короткий факультативный курс, который включал в себя, как правило, либо подготовку иллюстраций, либо более углубленную работу в одной из секций Гербария Кью.

Все слушатели курсов успешно их закончили и получили соответствующие дипломы. В истории курсов, однако, были и случаи, когда отдельные участники «проваливали» экзамены и вместо дипломов получали только свидетельства.

Естественно, что преподаватели курсов — сотрудники Кью следовали в основном практике, принятой в их Гербарии, тем не менее давали представление и о других возможных вариантах работы. По этому же принципу построен и уже упоминавшийся учебник.

Курсы дали поистине уникальную возможность понять и изучить изнутри практику технической и отчасти научной работы, принятой в Гербарии Кью. Этой практике я планирую посвятить отдельную статью. Здесь хотелось бы отметить только то, что наиболее бросается в глаза: все сотрудники, в том числе и научные (более того, главным образом они), участвуют в технической гербарной работе, которой придается не меньшее значение, чем научным исследованиям.

Курсы были хорошо организованы и с точки зрения создания удобств и морального комфорта для их участников. Особенно много сделали менеджеры курсов Diane Bridson и Barrie Blewett. Например, среди других пособий имелись и заметки об особенностях жизни в Великобритании, включая многие бытовые мелочи. Стиль преподавания был направлен на то, чтобы даже случайно не задеть самолюбия тех, кто допускал ошибки. Например, результаты экзаменов сообщались каждому слушателю только письменно, а при разборе ошибок никогда не говорилось, кто их конкретно допустил.

После окончания курсов Гербарий Кью не забывает своих выпускников. Для поддержания связей в этом своеобразном сообществе выпускников, а также зарегистрированных кандидатов на участие в курсах предназначен специальный информационный бюллетень (Techniques), первый номер которого вышел в 1991 г.

Самый главный вывод, который я сделал в результате участия в курсах, состоит в том, что технической гербарной работе в отечественных гербариях должно уделяться значительно больше внимания, чем это обычно делается, в том числе и в отношении обучения этой работе. По-видимому, было бы целесообразно организовать подобные курсы на базе Гербария Ботанического института РАН в С.-Петербурге или гербариев Москвы.

В заключение привожу программу курсов с разбивкой по дням. В необходимых случаях мною даны необходимые комментарии.

1-й день

Приветственный адрес.

Введение в программу курсов.

Индивидуальное введение.
Рассказ каждого слушателя о себе и о своем Гербарии.
Развитие, назначение и типы Гербариев.
Экскурсия по Гербарию.

2-й день
Экскурсия по саду.
Роль систематики.
Организация гербариев.

3-й день
Условия хранения.
Ядохимикаты и обработки.
Материалы.

4-й день
Дополнительные коллекции: спиртовые, карпологические, коллекции древесин.
Дополнительные коллекции: фото и иллюстрации.
Введение и экскурсия по GSU.
GSU (General service unit) — специальное подразделение Гербария Кью, отвечающее главным образом за отправку материалов и получение их во временное пользование, рассылку дублетов и другую подобную работу.
Отправка материалов во временное пользование в другие учреждения.

5-й и 6-й дни
Практические занятия в GSU.

7-й день
Экзамен по работе в GSU.
Рассылка дублетов и общее обсуждение работы в GSU.
Подготовка к монтировке.

8-й день
Подготовка к монтировке (практические занятия).
Раскладка и монтировка.

9-й день
Монтировка (практические занятия).

10-й день
Монтировка (практические занятия).
Специальное кураторство.
Хранение пальм, кактусов и других особых групп.
Кураторство коллекций грибов.

11-й день
Правильная и неправильная практика гербарной работы.
Обращение с гербарными листами.
Названия растений.
Фотографирование гербарных образцов.

12-й день
Инсерация.
Инсерация (практические занятия).

13-й день
Знакомство с важнейшей литературой.
Отделение образцов с гербарных листов.
Экскурсия в лабораторию Джодрелла.
Лаборатория, в которой проводятся физиолого-биохимические и цитологические исследования.

14-й день
Экскурсия в Wakehust Place (филиал сада в Кью).

15-й день

Кураторство (лекция и семинар).

Выделение типов, составление указателей, переопределение ex numero и т. п.

16-й день

Иллюстрации.

Морфология вегетативных органов (лекция и практические занятия).

17-й день

Определение растений.

Морфология цветков и плодов.

Морфология цветков (практические занятия).

18-й день

Оформление и подготовка этикеток.

Анализ сухих цветков (практические занятия).

19-й день

Экология и систематика.

В основном рассматривается экологическая информация, необходимая на гербарных этикетках

Экскурсия по микологической секции Гербария Кью.

Посещение Международного микологического института.

20-й день

Экзамен 1.

Применение компьютеров (введение).

21-й день

Обсуждение результатов экзамена.

Оборудование для сбора и прессовки.

Rubiaceae (семинар).

22-й день

Демонстрация сбора и прессовки.

Документирование поступлений живого материала.

23-й день

Сбор растений (практические занятия).

Прессовка (практические занятия).

24-й день

Прессовка (практические занятия).

Сбор материала для вспомогательных дисциплин.

Сбор и прессовка папоротников.

25-й день

Сбор и сохранение грибов.

Gramineae (семинар).

26-й день

Использование ключей для определения растений.

Определительные ключи, составленные с помощью перфокарт и компьютеров.

Фотографирование растений в полевых условиях.

27-й день

Коллекторы, карты, маршруты и газеттиры.

Конспекты флоры («Checklists»).

Compositae (семинар).

28-й день

Посещение университета в Рединге и природного резервата Bix Bottom.

29-й день

Экономическая ботаника.
Сбор живого материала.
Значение ботанических садов.

30-й день

Leguminosae (семинар).
Посещение Музея естественной истории.

31-й день

Охрана растений.
Практические зачетные занятия: подготовка к монтировке.

32-й день

Сортировка по семействам: Африка.
Факультативные занятия.

33-й день

Сортировка по семействам: Малезия.
Факультативные занятия.

34-й день

Практические зачетные занятия: монтировка.

35-й день

Практические зачетные занятия: монтировка.
Палинология.

36-й день

Папоротники и близкие группы (семинар).
Факультативные занятия.

37-й день

Факультативные занятия.

38-й день

Экзамен 2.
Обсуждение результатов практических зачетных занятий.

39-й день

Посещение Оксфордского университета.

40-й день

Обсуждение результатов экзамена.
Вручение дипломов.

Д. В. Гельтман

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 VII 1992

В РОССИЙСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006 (581.5 + 582.9)

О РАБОТЕ ХАБАРОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 1989—1991 гг.

R. V. URAZMETOV. ON THE ACTIVITY OF THE KHABAROVSK BRANCH OF THE BOTANICAL SOCIETY IN 1989—1991

Формы работы ботаников Отделения самые разные: научные доклады, экскурсии на природу, выездные заседания, совместные работы с Географическим обществом и научно-техническими советами заповедников, организация вместе с другими обществами региональных научных конференций, популяризация ботанических и экологических знаний среди населения, выступления по радио и телевидению, публикация научно-популярных статей в местной печати, выпуск литературы и др.

На одном из выездных заседаний Отделения (в Хехцирском заповеднике) были обсуждены два научных доклада.

Большой интерес и массу вопросов вызвал доклад **С. Д. Шлотгауэр** о результатах ботанических исследований на Шантарских островах. На своеобразие этой части региона обращали внимание многие исследователи. В период экспедиционных работ в июне 1989 г., когда на материке уже буйствовало лето, на островах наблюдались устойчивые туманы и частые холодные ветры. Общеизвестна роль Охотского моря как мощного регулятора климата с характерным жестким ветровым режимом. Здесь до июня—июля сохраняются поля льда, поэтому на Шантарском архипелаге в среднем бывает не более 70 безморозных дней в году, а зачастую и еще меньше.

Группа Шантарских островов, как считают геоморфологи, обособилась сравнительно недавно — 9—10 тыс. лет назад. Острова скалистые, обрывистые, с крутыми обнажениями известняка. Здесь идет жесточайший отбор наиболее стойких к холодному климату и ветрам компонентов растительности. Эти факторы накладывают глубокий отпечаток на характер флоры, растительности и экологических особенностей островов.

В докладе были охарактеризованы своеобразные растительные сообщества, сформировавшиеся в специфических условиях Охотского моря. На фоне склонов, покрытых *Empetrum nigrum* L. и *Pinus pumila* (Pall.) Regel, контрастно выделяются многовидовые сообщества из *Rhodiola rosea* L., *Valeriana ajanensis* (Regel et Til.) Kom., *Adonis ramosa* Franch., *Fritillaria camtshatensis* (L.) Ker-Gawl., *Oxytropis middendorfii* Trautv. и др., формирующиеся на выходах основных пород. Автора тревожит состояние фауны островов, где, как она отметила, участились случаи браконьерства, пожаров, возникающих по вине человека.

С. Д. Шлотгауэр сформулировала основные направления природоохранной работы на островах, наметила наиболее ценные объекты для охраны. Однако

для решения этих проблем требуется вмешательство научной общественности. Доклад сопровождался демонстрацией гербарных сборов.

Казалось бы, ботаников региона ничем уже в отношении своеобразия Хехцирского заповедника удивить нельзя. Тем не менее доклад **А. В. Мельниковой** о представителях редких видов растений, занесенных в региональную и республиканскую «красные книги», был выслушан с огромным вниманием.

Изучение флоры сосудистых растений позволило выделить около трех десятков видов растений, для которых Хехцирский заповедник стал северным пределом их распространения.

Хехцир — это уникальное явление природы. Генетически он является западным отрогом Сихотэ-Алиня, останцом на Средне-Амурской низменности. Этот остров хвойно-широколиственного леса отличается мозаичностью, характерным разнообразием форм рельефа и почв, особенностями гидрографии, инверсией температур, мезо- и микроклиматом. Все это является причиной сочетания здесь, на Хехцире, различных флор — маньчжурской, восточносибирской, даурской, охотской. На эту особенность обращали внимание первые исследователи Дальнего Востока К. И. Максимович, Р. К. Маак, Н. М. Пржевальский, С. И. Коржинский, В. Л. Комаров, Н. А. Десулави и др.

Современные исследователи флоры Хехцира подчеркивают огромное значение этого уголка первобытной уссурийской тайги как резервата редких и исчезающих видов, как «легких» промышленного центра.

Заседание завершилось экскурсией для ознакомления с весенней и раннелетней флорой эфемероидов. Экскурсию проводил известный ботаник региона **А. А. Бабурин**.

Некоторые доклады были заслушаны и обсуждены на расширенном заседании Отделения и биофака Педагогического института.

В. С. Чекань осветила вопрос, связанный с биологией представителей семейства осоковых. В Нижнем Приамурье осоки занимают второе место после сложноцветных по числу видов (их свыше 85). Некоторые из них доминируют в травяном покрове болот, лугов и лесов. Вейниково-осоковые луга представляют интерес как естественные кормовые угодья, особенно весной и в начале лета. Небольшая группа осок может быть перспективной для лекарственных целей. Интересны данные о биологии *Carex neurocarpa* Maxim., *C. leiorhyncha* C. A. Mey., *C. laevissima* Nakai — от произрастания семян до стадии колошения. Демонстрировались ювенильные побеги каждого вида, выращенные из семян; выделены опорные признаки для определения видов.

О. Н. Симонова и **Д. Ю. Цыренова** рассказали об особенностях строения черешков и узлов у *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz. и *Oplopanax elatus* (Nakai) Nakai — реликтовых эндемиков Дальнего Востока. Установлено, что эти виды по строению черешков и узлов существенно различаются. Авторами выявлен ряд диагностических признаков, которые рекомендуется использовать для систематики семейства аралиевых.

Перспективным явилось выращивание клеток в культуре с целью получения лекарственных и других полезных веществ. Гликозиды аралиевых оказывают стимулирующее влияние на нервную систему — таков основной вывод доклада **Г. С. Бычковой**, которая в своих экспериментах использовала материал, привезенный О. Н. Симоновой с островов Сахалин и Итуруп. Для культуры клеток использовались части стеблей, корней, корневищ и почки возобновления.

Можно оптимистично смотреть на возможность получения полезных веществ из тканевой культуры наших дальневосточных растений, поскольку изолированные клетки отличаются хорошей интенсивностью роста, многократным увеличением биомассы за период 2-месячного выращивания.

Этой же проблеме был посвящен доклад **Н. Д. Телекало**. Объект ее исследований — другой дальневосточный реликт — *Caulophyllum robustum* Maxim. из сем. *Berberis* L. По содержанию биологически активных веществ — каулозидов —

это растение перспективно для использования в медицине. Препараты из корней и корневищ обладают антигрибковыми, антивирусными и цитотоксическими свойствами.

При экспедиционных исследованиях были определены запасы сырья в Приморском и Хабаровском краях, изучены особенности морфологии, экологии и условия прорастания семян. В связи с ограниченным запасом стеблелиста мощного возникает проблема охраны этого вида. Разработан состав питательной среды для первичного получения каллуса, определены концентрации компонентов.

Выездное заседание проводилось и в стенах Института лесного хозяйства, который является одним из трех коллективных членов Хабаровского отделения Ботанического общества.

На заседании была заслушана информация **А. А. Нечаева** о проводимых членами Общества работах в Институте лесного хозяйства. Эти исследования носят в основном прикладной характер, что связано как с общей экологической ситуацией в лесном хозяйстве, так и с проблемами рационального использования ресурсов леса.

Участники заседания ознакомились с гербарным фондом, который был подарен Хабаровску городом-побратимом Ниигатой. Гербарий тщательно смонтирован, упакован и подготовлен для длительного хранения. К гербарию приложены 8 томов определителя. Все это хранится в фондах Института лесного хозяйства.

На этом же заседании обсуждались статьи и публикации в местной печати, где поднимались вопросы, связанные с экологическим состоянием отдельных природных объектов в регионе.

Заседание завершилось знакомством с выставкой красочно иллюстрированных работ зарубежных авторов. Эти работы, посвященные многообразию форм растений и образцам парковой культуры, были подарены В. С. Харбергер в благодарность за экскурсии в дендрарии института. Неизгладимые впечатления оставил слайд-фильм, снятый ею во время многочисленных зарубежных путешествий.

В 1990 и 1991 г. были организованы совместные заседания с представителями других отделений. Так, например, с докладами о заповедниках и заповедном деле на Дальнем Востоке, а также об экспедиционной работе в Канаде выступил **С. С. Харкевич.** О ботанических исследованиях на Чукотке и Аляске рассказал представитель Магаданского отделения **А. В. Галанин.** Выступление **А. В. Беликович** было посвящено вопросам ландшафтной флористической структуры в бассейне р. Анадырь. В работе заседания участвовал представитель Красноярского отделения Ботанического общества А. П. Лалетин.

Ботаники Отделения поддерживают самые тесные связи с заповедниками края — Большехехцирским, Комсомольским, Буреинским и Джугджурским. Три члена Общества являются сотрудниками заповедников, а Большехехцирский заповедник — коллективным членом Общества. Регулярно проводятся совместные научно-методические консультации, работы в научно-технических советах.

Наряду с развивающимися связями с научными учреждениями внутри страны значительно активизировалось сотрудничество с представителями научных учреждений КНР, КНДР, Канады, Японии, Америки, Швеции и других стран. Отмечается явный интерес зарубежных ученых к природе нашего Дальнего Востока.

В настоящее время работа членов Общества приобрела практическую направленность. Так, разработана принципиальная схема экологических экспертиз состояния растительного компонента при проектировании крупных промышленных объектов в регионе — АЭС, ГЭС, ПЭС, при проведении работ по добыче полезных ископаемых и др.

За последние 4 года членами Общества выпущен ряд научно-популярных изданий: фотоальбом «Шантарский архипелаг» (1989), где в числе авторов, пожалуй, наиболее активный популяризатор красоты, богатства природы и флоры

Хабаровского края — С. Д. Шлотгауэр. Ею еще раньше была выпущена книга «Моя Джугджурия» (1983), где звучала та же поэзия неповторимости природы горного края. Увидели свет книги и других членов Общества: С. Д. Шлотгауэр и А. Б. Мельниковой «Редкие растения Хабаровского края» (1990); А. Г. Измоденова «Лесная самобранка» (1989); Е. С. Зархиной «Звезда в траве» (1990); В. Д. Небайкина «Зеленые спутники дачника» (1991). Атлас «Хабаровск и его окрестности» (1989) является коллективным трудом многих сотрудников Института водных и экологических проблем (коллективный член Общества), а также членов Ботанического общества.

Издание таких книг является естественным стремлением авторов довести до широкой публики те научные знания, которые публикуются в виде академических монографий, сборников научных трудов и статей.

Среди членов Общества растет число ученых, защитивших кандидатские и докторские диссертации.

Как и в прежние годы, члены Хабаровского отделения Ботанического общества остаются активными популяризаторами научных знаний, способствующих экологическому воспитанию населения. Одним из таких пропагандистов является член Общества И. А. Шеверда из города Комсомольска-на-Амуре.

Экскурсии, экспедиции, выступления по радио и телевидению, в местной печати, участие в региональных и международных конференциях — это основные пути общения с населением.

В среднем в год небольшой коллектив Отделения (27 человек) читает до 30 лекций, публикует до 20 статей в местной печати, делает 18—20 выступлений по радио и телевидению, проводит многочисленные экскурсии. Существует постоянная радиопередача о природе края. Основная тема выступлений — природа региона, ее экологическое состояние и прогноз.

Главная задача и роль ботаников Хабаровского отделения состоит в объединении усилий для решения актуальных проблем региона, организации научных основ охраны и рационального использования природных ресурсов, в пропаганде знаний и экологическом воспитании населения, пополнении Общества молодыми и преданными делу людьми.

Р. В. Уразметов

Хабаровское отделение
Российского ботанического общества

Получено 24 II 1992

CONTENTS



Таблица I. *Potamogeton coloratus* (*1—4*), *P. compressus* (*5—12*)

1—3 — обр. 30/1217 (*3* — ×5); *2, 4* — современный лист (*4* — ×5); *5* — обр. 30-D/276A (обычный побег); *6, 12* — современные побеги: *6* — обычный, *12* — укороченный; *7, 8* — обр. 30-D/275 (*8* — ×5); *9, 10* — современные листья (*9* — ×3, *10* — ×5); *11* — обр. 30-U/275 (укороченный побег). (Фотографии современных листьев и побегов (табл. I, II) сделаны по оригиналам из Общего отдела Гербария БИН РАН).

1/8 I Зак. № 2361

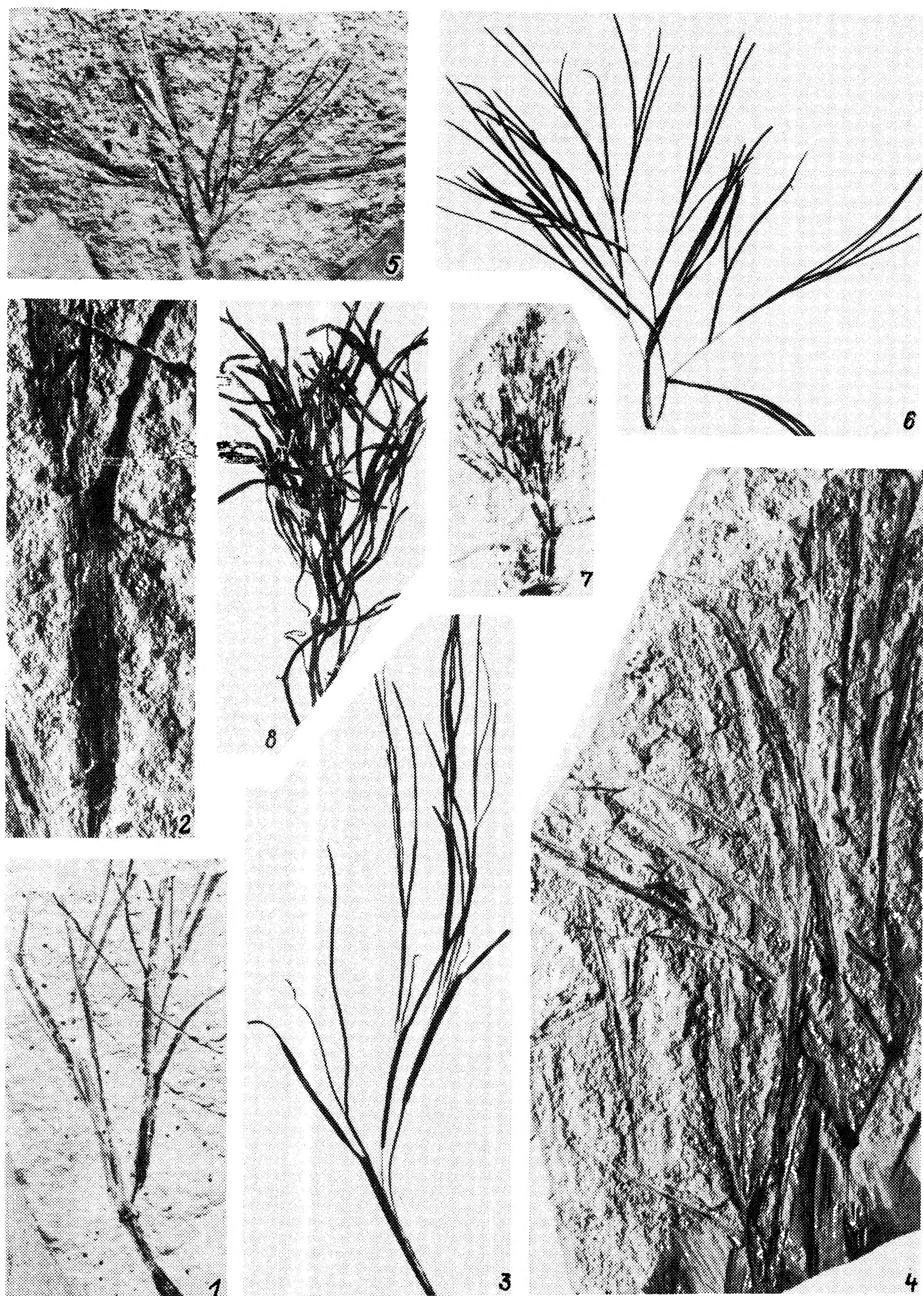


Таблица II. *Potamogeton pectinatus*.

1, 2 — обр. 30-U/276A (*2* — ×3) (обычный побег); *3, 6, 8* — современные побеги: *3* — обычный, *6* — верхушечный, *8* — укороченный; *4* — обр. 30-Ash/7 (обычный побег); *5* — обр. 30-Shm/588A (верхушечный побег); *7* — обр. 30-Shm/548 (укороченный побег).

СОДЕРЖАНИЕ

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1993. Т. 78. № 3.